MECANISMO DE REPRODUCCIÓN SEXUAL EN PINOS

Anibal Niembro Rocas

LIMUSA

MECANISMO DE REPRODUCCIÓN SEXUAL EN PINOS

Aníbal Niembro R.

Biólogo, profesor e investigador del Area de Genética Forestal de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo

Chapingo, México





Universidad Autónoma Chapingo
Departamento de Bosques

EDITORIAL LIMUSA

MÉXICO • ESPAÑA • VENEZUELA • ARGENTINA
COLOMBIA • PUERTO RICO

Acerca del autor:

Aníbal Niembro Rocas, biólogo de la Facultad de Ciencias de la Universidad Veracruzana, es actualmente profesor-investigador de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo. Ha sido catedrático de los cursos de Botánica, Silvicultura, Genética Forestal, Semillas y Viveros y Viveros y Reforestación.

En la División de Ciencias Forestales ha efectuado estudios de especialización en Genética y Germoplasma Forestal en diversas partes de Canadá y los Estados Unidos de América. En 1981 y 1982 obtuvo el Premio Nacional Forestal.

Autor de diversos trabajos científicos publicados en México y en el extranjero, es miembro del Grupo de Mejoramiento Genético de la Comisión Forestal de América del Norte y encargado de la Sección de Genética Forestal de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo; asimismo, es jefe del Laboratorio de Investigación de Semillas Forestales de dicha División. Es miembro fundador del Centro de Genética Forestal, A. C., con sede provisional en la Universidad Autónoma Chapingo.

MECANISMO DE REPRODUCCIÓN SEXUAL EN PINOS

Balderas 95, Primer piso, México 06040, D.F.

Miembro de la Cámara Nacional de la
Industria Editorial. Registro Núm. 121

Primera edición: 1986
Impreso en México
(6098)

ISBN 968-18-2024-X

AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer por este medio a los doctores Robert A. Cecich y Hans Nienstaedt del Forestry Sciences Laboratory, North Central Forest Experiment Station, Rhinelander, Wisconsin, su valiosa ayuda para la realización del presente trabajo.

Al Sr. Guillermo Ramírez C. por su valiosa ayuda en las recolecciones de material de campo y auxilio en el laboratorio.

A la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo y al CONACYT por las facilidades otorgadas.



CONTENIDO

PROLOGO

La mayor parte de las especies forestales se propagan principalmente por medio de semillas. La reproducción por semillas o sexual es un fenómeno complejo que implica la participación de diversos procesos biológicos, los cuales se inician con la floración y concluyen con el establecimiento de las nuevas plantas en el bosque.

En la presente investigación se analizan cada uno de los procesos que intervienen en la dinámica de la reproducción sexual en los árboles del género *Pinus* bajo condiciones naturales. La información que se presenta, a pesar de su carácter básico, es de gran utilidad en algunas actividades prácticas relacionadas con la silvicultura, mejoramiento genético y manejo de las semillas de pinos, las cuales son la base en programas de reforestación y forestación, así como en el establecimiento de plantaciones comerciales de alto rendimiento.

El hecho de haber elegido al pino como modelo, radica principalmente en la importancia económica, ecológica y escénica que tiene en nuestro país.

PREFACE

Seeds are the principal means for perpetuation of the most forest trees from one generation to the next. The sexual reproduction in forest trees is a complex series of biological events, which beginning with flowering and concluding with establishment of the new seedlings into the forest.

In this report a review on the principal steps of sexual reproduction in the genus *Pinus* was made, with special reference to mexican pines. We think information is very important to support some practical activities related with the silviculture, genetic improvement, production and management of pine seeds, which are use broadly in reforestation programs, so in commercial plantations for lumber, timber, pulpwood and resin.

We are choose to the pines by their economical, ecological and scenical importance in Mexico.

INTRODUCCION

De manera natural los pinos se propagan de una generación a la siguiente por medio de semillas. La propagación por semilla o reproducción sexual, es un fenómeno complejo en el que participan diversos procesos biológicos, los cuales se inician con la floración y concluyen con el establecimiento de las nuevas plantas en el bosque.

Para el profesionista forestal el conocimiento integral de los diferentes procesos que intervienen en la formación, desarrollo, dispersión y germinación de las semillas, así como el desarrollo y establecimiento de las plantas en condiciones naturales, es básico y necesario dentro de algunas actividades prácticas como la recolección de semillas en rodales naturales destinadas a la producción masiva de plántulas con fines de reforestación y forestación (Fig. 1); producción de semillas genéti-

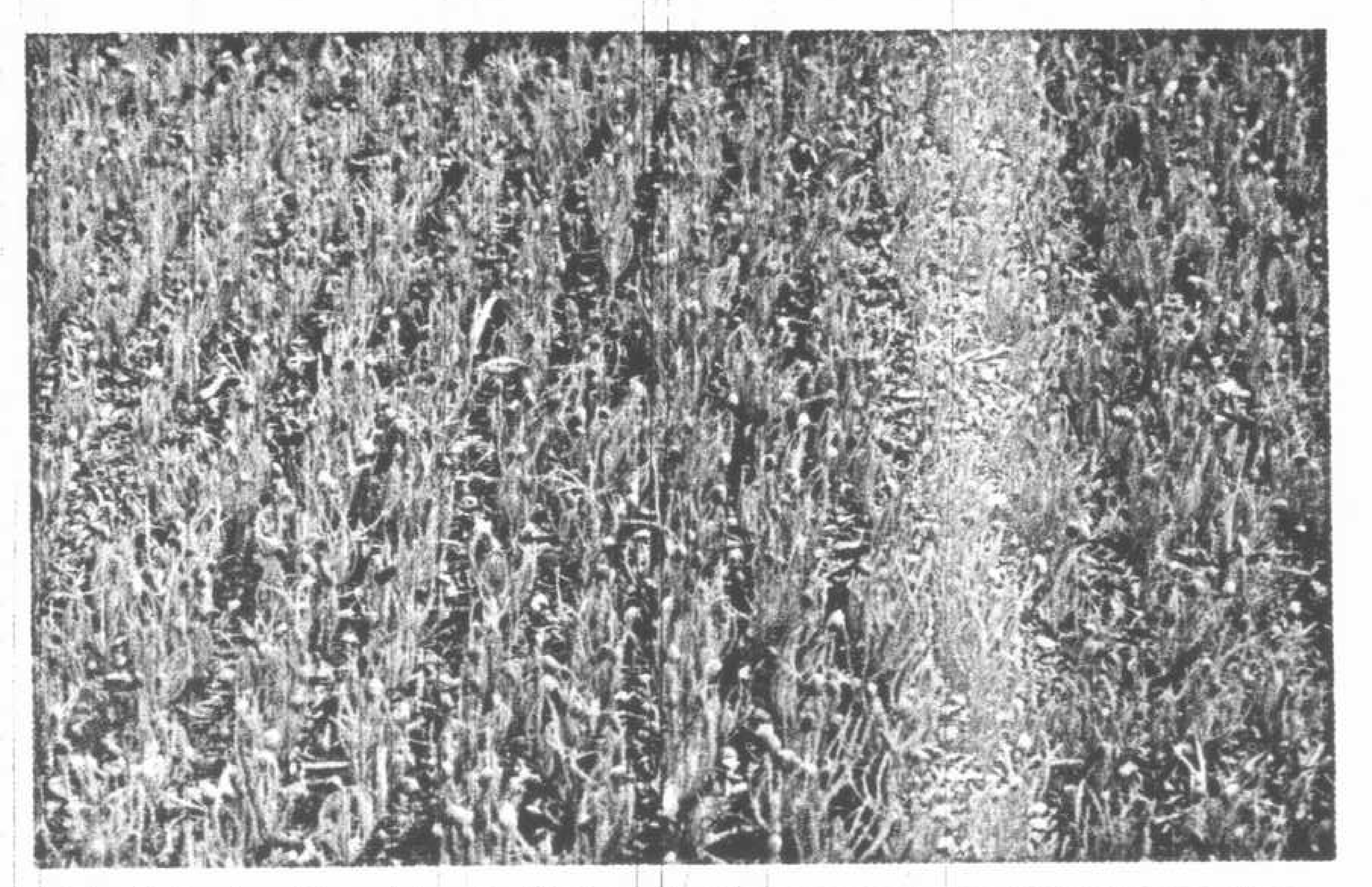


Fig. 1. Producción masiva de plántulas de pinos en los viveros forestales con fines de reforestación y forestación.

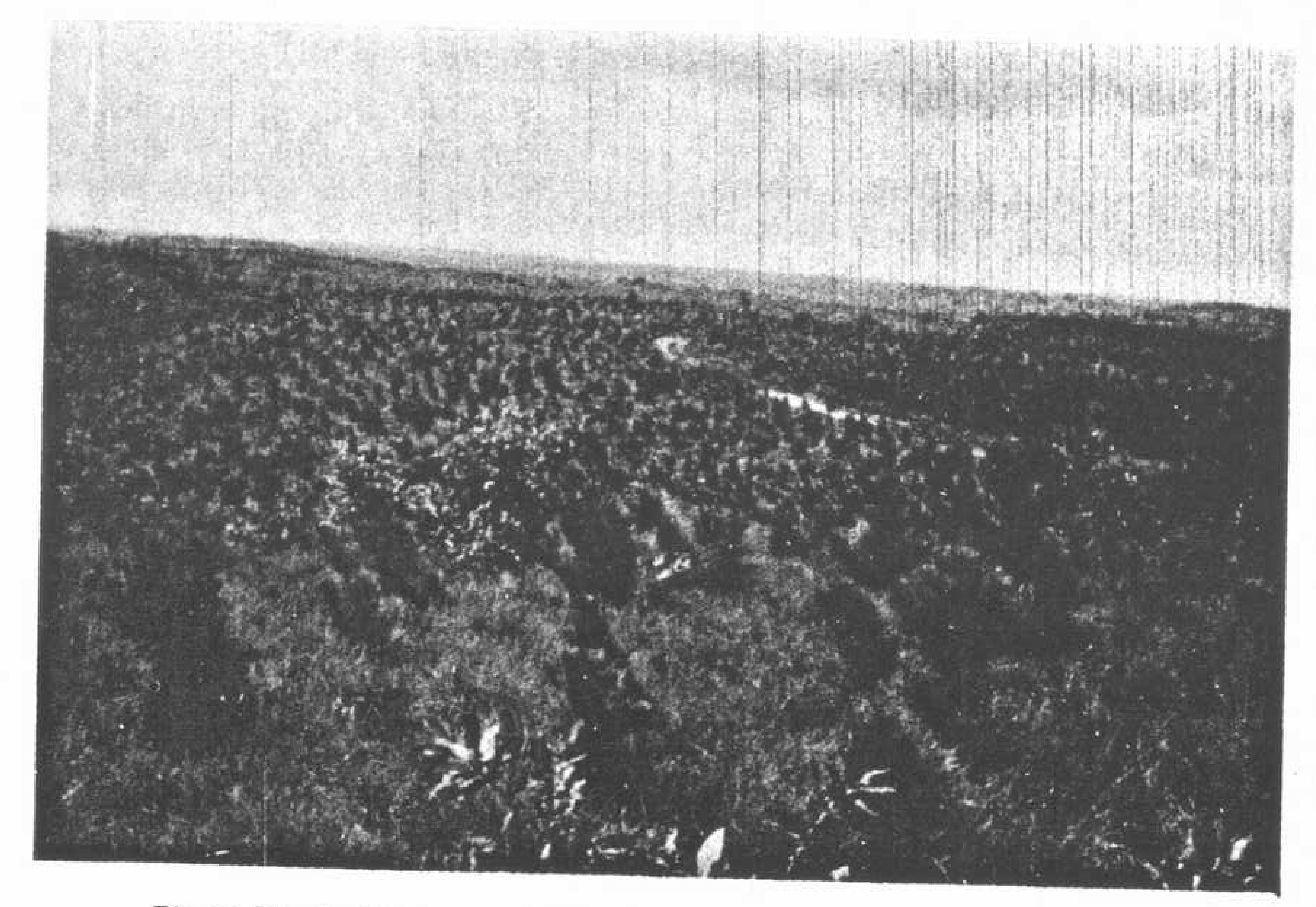


Fig. 2. Plantación comercial de pinos tropicales en La Sabana, Oaxaca.

camente mejoradas para el establecimiento de plantaciones comerciales de alto rendimiento (Fig. 2); optimización de las actividades de siembra, trasplante y cuidado de las plantas en los viveros forestales, así como en la elección y época de aplicación del método de tratamiento silvícola más adecuado para la obtención de regeneración natural en zonas de aprovechamiento forestal.

En nuestro país, a pesar de la gran diversidad de especies de pinos que contiene y dada la importancia de muchas de ellas dentro de la industria forestal, la información que se tiene respecto a la biología de su reproducción por semillas es un tanto vaga y relativa, debido fundamentalmente a la falta de investigación en este campo de la dasonomía. Posiblemente esta falta de información en gran medida se deba a la dificultad que este tipo de estudios conlleva, debido sobre todo a la variación fenológica que presentan nuestras especies de pinos a lo largo de su rango natural de distribución.

Sobre la base de lo anterior esta falta de información ha limitado parcial o totalmente el desarrollo de las actividades anteriormente señaladas. Por tal motivo el trabajo que se presenta tiene por objetivo proporcionar tanto al estudiante como al investigador forestal, un conjunto de información básica respecto a las diferentes

etapas que constituyen el ciclo reproductivo en los pinos, a efecto de que dicho conocimiento sea de utilidad en posteriores investigaciones relacionadas con el manejo silvícola y el mejoramiento genético de nuestras principales especies de pinos.

ANTECEDENTES

El género *Pinus* es uno de los más grandes e importantes géneros de coníferas en el mundo. Los pinos comprenden unas 100 especies, numerosas variedades y formas, así como un gran número de híbridos tanto naturales como artificiales (Mirov, 1967; Krugman y Jenkinson, 1974).

En nuestro país los pinos ocupan un lugar muy importante dentro de la flora forestal nacional, encontrándoseles ampliamente distribuidos en la mayoría de los estados con excepción de Tabasco, Campeche y Yucatán (Shaw, 1909; Standley, 1920–25; Martínez 1948; Loock, 1950; INIF/FAO, 1967; Eguiluz, 1978).

Debido a su enorme potencial de variación y capacidad de adaptación, los pinos mexicanos presentan una distribución altitudinal muy amplia, vegetando en lugares cercanos al nivel del mar como *Pinus caribaea,* hasta el límite de la vegetación arbórea, alrededor de los 4000 m de elevación como *P. hartwegii* (Little, 1967) (Fig. 3).

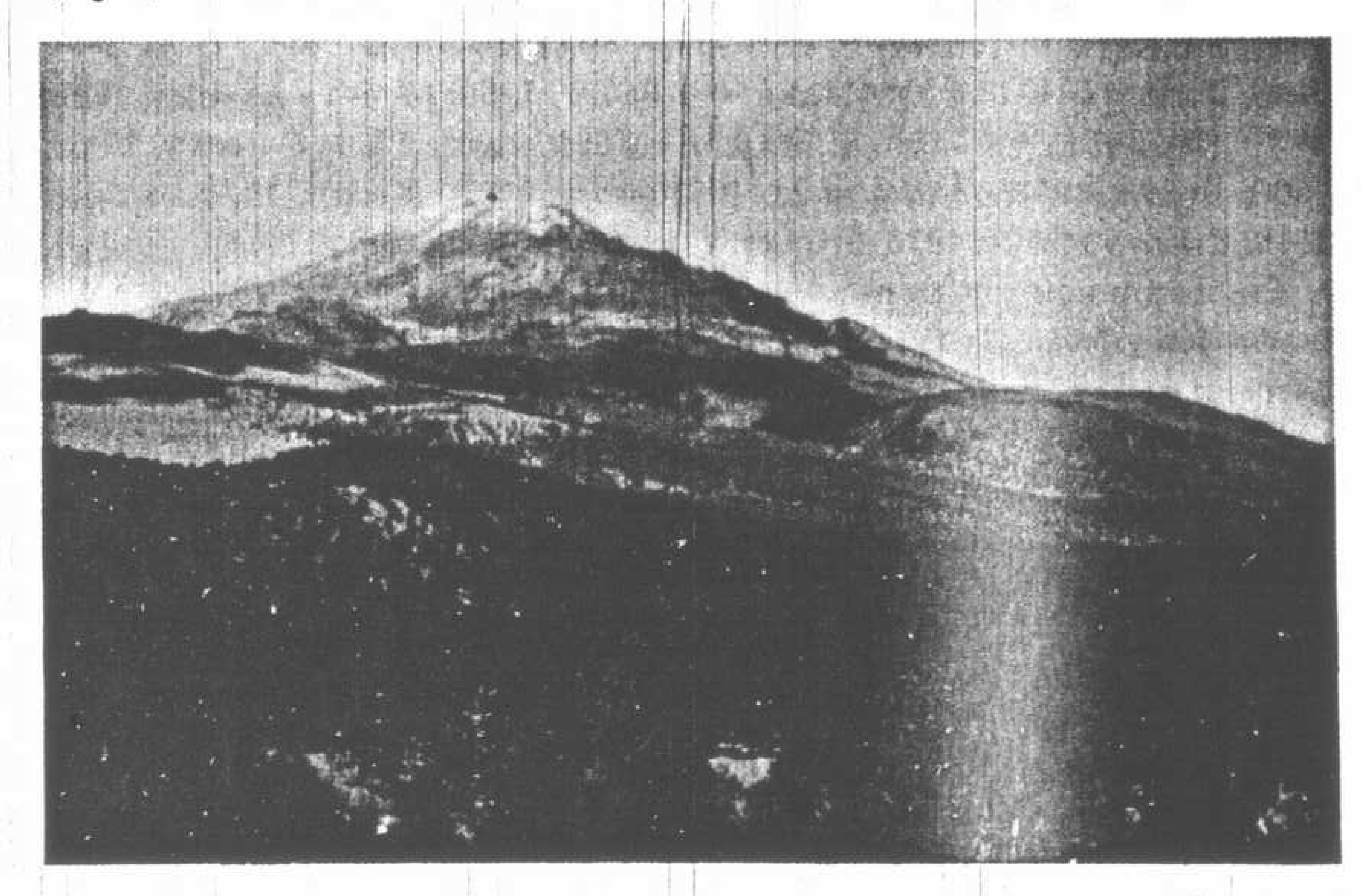


Fig. 3. Bosque de *Pinus hartwegii* en el Paso de Cortés, Edo. de México.

Eguiluz (1977) al hacer una revisión sobre este género reporta para México 42 especies, 22 variedades y 9 formas de pinos. En años posteriores se han reportado nuevas especies como *P. johannis* (Robert, 1978), *P. remota* y *P. discolor* (Bailey y Hawsworth, 1979).

Desde el punto de vista económico y silvícola los pinos son las coníferas más importantes de nuestro país, debido a que constituyen la fuente principal de maderas blandas; proporcionan a la industria celulosa para la fabricación de papel y de fibras sintéticas, así como resina para la elaboración de aguarrás y de un gran número de derivados. Las semillas de los pinos aparte de ser usadas como alimento por el hombre y la fauna silvestre, constituyen la materia prima en los programas de producción de plantas destinadas a labores de reforestación y forestación, así como para el establecimiento de plantaciones comerciales de alto rendimiento.

Debido a la importancia económica de los pinos los estudios que se han efectuado acerca de la biología de su reproducción son muchos si los comparamos con los de otras coníferas. Mas sin embargo dichas investigaciones en algunos casos son muy generales (Coulter y Chamberlain, 1917; Chamberlain, 1935; Holman y Robbins, 1939; Chowdhury, 1962; Mirov, 1967; Cronquist, 1974; Foster y Gifford, 1974; Dorman, 1976; Niembro, 1980), o bien sólo describen algunas etapas del ciclo reproductivo (Ferguson, 1901; Buchholz, 1918; Clare y Johnstone, 1931; Emig, 1931–35; Doyle y O'Leary, 1935; Righter, 1939; Johnstone, 1940; Snow *et al*, 1943; Zobel y Goddard, 1954; Dorman y Barber, 1956; Mergen y Koerting, 1957; McWilliam, 1958; McWilliam y Mergen, 1958; Wareing, 1958; Gifford y Mirov, 1960; Berlyn, 1962; Mergen *et al*, 1963; Boyer, 1966; Cecich, 1978; Fechner, 1978; Owens y Molder, 1978; Bramlett y O'Gwynn, 1980).

En nuestro país sólo se han reportado los trabajos de Patiño (1973–75) sobre producción y fenología de la floración y fructificación de 30 especies y variedades de pinos nativos, así como el estudio de Flores Calderón (1970) respecto a los ciclos de semillación de los pinos del grupo ponderosa en el estado de Chihuahua.

MATERIALES Y METODO

Para la realización del presente estudio se llevaron a cabo observaciones fenológicas tanto macroscópicas como microscópicas, respecto a los cambios morfológicos más sobresalientes que toman lugar durante la formación y desarrollo de las estructuras reproductoras en diferentes especies de pinos, así como en la germinación, desarrollo y establecimiento de las plántulas que producen.

La mayor parte de las fotografías que ilustran esta investigación fueron tomadas

a partir de material fresco, preparaciones histológicas y colecciones de herbario.

El material botánico utilizado fue colectado en diferentes regiones del país e identificado previamente por personal especializado. Asimismo consideramos conveniente aclarar que dada la variación natural que presentan los conos, semillas, plántulas y árboles que se muestran, no deben ser utilizados como elementos de identificación, sino como de referencia únicamente.

Con la finalidad de aportar un conocimiento más actualizado sobre el género *Pinus* en México, se incluyeron aquellas especies que han sido descritas recientemente para nuestro país.

REPRODUCCION SEXUAL EN EL GENERO *Pinus* L.

En los pinos al igual que en las demás especies forestales, el ciclo completo de su reproducción sexual comprende las etapas siguientes: floración, polinización, fertilización, embriogénesis, maduración del cono y las semillas, dispersión, germinación, desarrollo y establecimiento de las plántulas (Holman y Robbins, 1939; Foster y Gifford, 1974; Bramlett *et al,* 1977) Fig. 4.

En muchas coníferas como *Pseudotsuga* por ejemplo, la fertilización toma lugar en la misma estación de crecimiento después de la polinización (Allen y Owens, 1972). En el caso de *Pinus* por ejemplo su fenología es atípica dentro de las coníferas, es decir, se requieren de 12 a 14 meses para que tome lugar la fertilización de la oosfera en el arquegonio después de la polinización (Foster y Gifford, 1974). Y si se cuenta a partir del inicio y desarrollo de los primordios florales hasta la maduración de las semillas en el cono, se requieren de 30 a 36 meses (Patiño, 1975). Por lo que el ciclo reproductivo en los pinos se prolonga casi dos años más que en cualquier otro género de coníferas (Stanley, 1957).

FLORACION

Con la floración se inicia la primera etapa del ciclo reproductivo de los pinos. Para los pinos como para cualquier otra especie forestal, la producción de flores reviste gran importancia, dado que asegura en gran medida su continuidad tanto en el tiempo como en el espacio.

PERIODO DE DESARROLLO JUVENIL

La gran mayoría de las plantas leñosas que habitan en los bosques de clima templado–frío, como es el caso de un gran número de las diferentes especies de *Pinus,* atraviesan durante los primeros años de su ciclo de vida por una etapa en la cual no producen flores. A esta etapa se le conoce por período vegetativo o juvenil y su duración varía notablemente entre las especies y dentro de los individuos de una misma especie (Jackson y Sweet, 1972; Zimmerman, 1972; Krugman, *et al* 1974).

En los últimos años se han publicado diversos trabajos que tratan de explicar la

Fig. 4. Representación esquemática del ciclo reproductivo en *Pinus*. ff, flor femenina; nu, nucela; o, óvulo; cmm, célula madre de la megaspora; te, tegumentos; mi, micropilo; gf, fametófito femenino; ar, arquegonio; pe, proembrión; e, embrión; se, semillas; pl, plántula; fm, flor masculina; Cmm, células madres de las microsporas.

naturaleza del período de juvenilidad en las plantas leñosas. Robinson y Wareing (1969) consideran que la habilidad de una planta para producir flores está en gran medida correlacionada, mas no determinada por su tamaño. Es decir, el cambio del período vegetativo al reproductivo toma lugar cuando las células meristemáticas han atravesado por un determinado número de generaciones mitóticas después de la singamia.

Smith y Konar (1968) con el objeto de explicar la iniciación de estróbilos femeninos en plántulas de *Pinus elliottii*, consideran que la iniciación de las flores está bajo el control de sustancias endógenas, independientemente de la edad y del desarrollo morfológico de la planta.

Robbins (1957) sugiere que la etapa de juvenilidad es causada por un estado metabólico inestable característico de los meristemos jóvenes. Dicho estado metabólico se mantiene por determinado tiempo en la planta, hasta que alcanza un nivel de estabilidad propio de los meristemos adultos. Básicamente este cambio está intimamente asociado con la pérdida y/o la habilidad por parte de la planta para sintetizar sustancias fisiológicamente importantes.

Para Pharis y Morf (1968) la etapa de juvenilidad en las coníferas, se debe a un período de tiempo durante el cual las hormonas necesarias para el crecimiento reproductivo no han alcanzado su concentración crítica, motivo por el cual es posible inducir de manera artificial la floración en individuos jóvenes, provocando un cambio en su status bioquímico. Este cambio es posible llevarlo a la práctica aplicando tratamientos culturales tales como fertilización, hormonas, temperatura, fotoperíodo, riegos, injertos, podas de copa y de raíz, así como estrangulamiento y cinchamiento del tronco o de las ramas (Roeser, 1941; Wenger, 1953; Allen, 1953; Wareing, 1953; Hoekstra y Mergen, 1957; Reines y Greene, 1958; Bilan, 1960; Mergen, 1961; van Buijtenen y Brown, 1962; Stephens, 1964; Barnes, 1964; Smith, 1966; Cayford y Jarvis, 1967; Shoulders, 1968; Barnes y Bengston, 1968; Varnell, 1970–1970a; Schmitdling, 1971; Brown, 1971; Long, *et al* 1974; Greene y Taylor, 1974; Sweet, 1975; Hare, *et al* 1977; Pharis, 1977; Fechner, 1978; Sprague, *et al* 1978; Hare, 1978; Milan, 1978).

En el caso particular de los pinos, la duración del período de juvenilidad varía notablemente entre las especies y dentro de los individuos de una misma especie (Dorman, 1976).

Los estudios de Greene y Porterfield (1962), Boyer y Evans (1967), Varnell, *et al* (1967), Heimburguer y Fowler (1969), Teich y Holts (1969), Bramlett y Belanger (1976), Sprague y Zobel (1978), coinciden en que tanto la duración del período de juvenilidad, como la precocidad de algunos individuos para producir

flores a temprana edad, están acompañadas de un fuerte componente genético.

Asimismo, las condiciones ambientales donde se desarrollan los pinos como la intensidad, duración y calidad de la luz, la temperatura, la humedad, el tipo de suelo y nutrientes entre los más importantes, determinan en gran medida la duración de su período de juvenilidad así como su tasa de producción de flores (Campbell, 1955; Mirov, 1956; Dewers y Moehring, 1970; Boyer, 1973; Krugman, *et al* 1974; Sprague y Zobel, 1978; Boyer, 1978; Jackson y Sweet, 1972; Sweet, 1975).

Patiño (1975) menciona que aquellos árboles que crecen aislados en lugares soleados, por lo general comienzan a producir flores a temprana edad. Por el contrario, aquellos árboles de su misma especie que por diversas razones se encuentran suprimidos en el interior del bosque, pueden llegar a pasar toda su vida sin producir una sola flor (Baker, 1950).

Baldwin (1942) hace mención que los árboles que crecen tanto en la parte sur de su rango natural de distribución, como en lugares con exposición sur, presentan la tendencia a producir flores con mayor precocidad, que aquellos de su misma especie localizados en la parte norte de su rango de distribución, o bien en lugares con exposición norte. El mismo fenómeno ocurre con aquellas especies de pinos con amplia distribución altitudinal. Los árboles de las regiones bajas florecen primero que los que se localizan a mayores alturas.

Los árboles que han llegado a la madurez no necesariamente tienen que producir flores. Si ellos se encuentran genéticamente predispuestos a la esterilidad, permanecerán indefinidamente en estado vegetativo, independientemente de las condiciones bajo las cuales se encuentren creciendo (Cecich, 1981).

Los estudios de Rigther (1939) sobre la edad mínima de producción de flores en 55 especies de pinos tanto nativos como exóticos, demostraron que la floración toma lugar entre los 2 y 13 años de edad como promedio. Aunque es posible encontrar en los viveros forestales plántulas muy jóvenes, provistas de genotipos predispuestos a producir de manera precoz estróbilos funcionales tanto masculinos como femeninos (Mergen y Cutting, 1957; Namkoong, 1960; McLemore, 1976; Johnson y Critchfield, 1978).

Una vez que los pinos han comenzado a producir flores de manera normal, se dice que han entrado a la etapa de madurez, La floración en los pinos maduros se mantiene activa por espacio de muchos años, especialmente en aquellos árboles dominantes, siendo común que se presente a través de su ciclo de vida cierto ritmo o periodicidad en la producción de flores, los cuales se conocen en el medio como años semilleros (Baldwin, 1942; Wenger, 1957; Fowells, 1965; Krugman y Jenkinson, 1974). Es decir, existen algunos años en los cuales toma lugar una floración abundante, seguidos de otros en los cuales la producción de flores se reduce al mínimo, tal y como ocurre con *Pinus arizonica, P. engelmanni* y *P. durangensis* en los bosques del estado de Chihuahua (Flores Calderón, 1970).

Las causas de este ritmo o periodicidad en la producción de flores no son del todo bien conocidas, aunque existen evidencias que demuestran que después de haber tenido lugar una floración abundante, el nivel general de nutrimientos aprovechables para el crecimiento del árbol se reduce notablemente. Esto se puede observar en una reducción del grosor de los anillos de crecimiento, en aquellos años en que se presentó una gran producción de flores (Sweet, 1975).

Finalmente a medida que los pinos van sobremadurando, su habilidad para producir flores va decreciendo paulatinamente, hasta que llega el momento en que termina por completo (Baker, 1950).

INICIACION Y DESARROLLO DE LAS FLORES

Una vez que la planta ha llegado a la etapa de madurez, el meristemo vegetativo modifica su patrón de crecimiento y diferenciación, para dar origen a los primordios florales, los cuales se transformarán en yemas y finalmente en flores.

Los primordios florales en sus etapas iniciales son sumamente pequeños al grado que sólo es posible observarlos con la ayuda del microscopio.

Básicamente un típico primordio floral está constituido por una masa de células indiferenciadas, la cual se encuentra rodeada por una delgada capa de células meristemáticas cuya función es la de originar a los diferentes órganos que componen a las flores (Niembro, 1980).

En el género *Pinus* los primordios florales tanto masculinos como femeninos se localizan en el mismo árbol. Generalmente los primordios de las flores femeninas se encuentran en las ramas de la parte media y superior de la copa, mientras que los primordios de las flores masculinas se localizan en las ramas de la parte inferior de la copa, aunque esto no quiere decir que no se puedan encontrar flores femeninas en ramas inferiores, como flores masculinas en ramas superiores (Mirov, 1967).

En los pinos los primordios florales presentan una posición lateral y se forman en las axilas de las hojas secundarias, en el interior de una yema vegetativa terminal. Pero antes de la antesis emergen como yemas individuales conteniendo únicamente las partes florales (Jackson y Sweet, 1972).

Durante gran parte de su desarrollo, los primordios florales se encuentran rodeados por las escamas de las yemas, las cuales los protegen de posibles daños que pue-

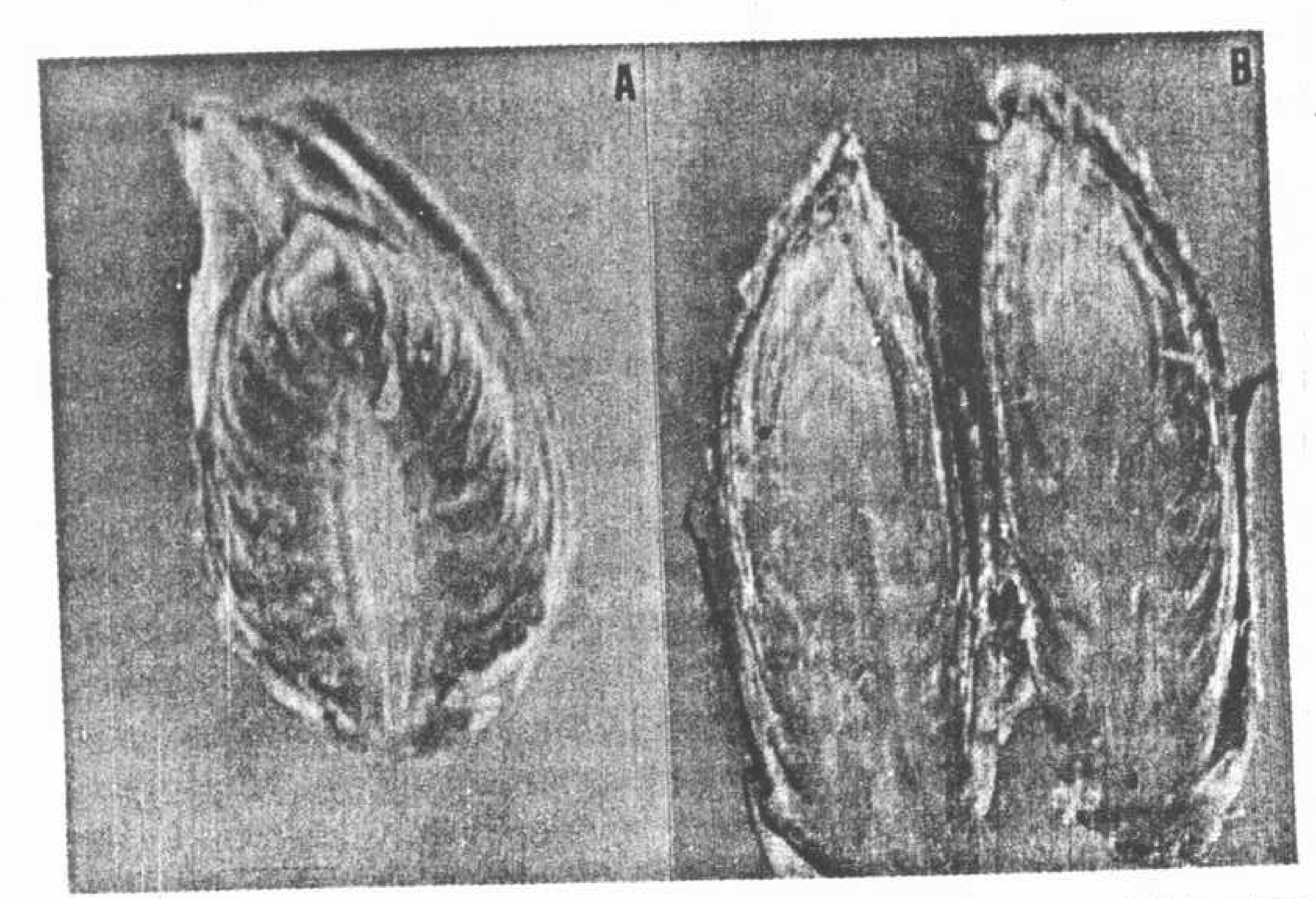


Fig. 5. Primordios florales de Pinus **rodeados por las escalas de las yemas. A, estróbilo microsporangiado 1.6X. B, estróbilo megasporangiado 1X.**

dan ser originados tanto por las condiciones ambientales, como por diversos agentes bióticos (Fig. 5).

Por lo general durante las primeras etapas del desarrollo de los primordios florales, no se manifiestan indicadores externos que permitan hacer una distinción entre las yemas florales y las yemas vegetativas. Pero a medida que éstas últimas se van desarrollando, las yemas florales van diferenciándose tanto por su apariencia general como por su ubicación. Los detalles a este respecto varían de acuerdo con la especie, pero por regla general las yemas florales se distinguen de las yemas vegetativas por su posición, forma, tamaño y color (Bramlett y O'Gwynn, 1980).

La iniciación y desarrollo de los primordios florales varía de acuerdo con la especie, la altura, la latitud y las condiciones climáticas que se hayan presentado durante el año. En algunas especies de pinos como *Pinus montezumae,* los primordios florales se forman en el árbol durante los meses de febrero y marzo, debiendo de transcurrir un período de 12 meses para que las flores masculinas y femeninas adquieran su completa madurez (Patiño, 1975).

La iniciación de los primordios florales en aquellas especies de pinos que habitan en climas fríos, generalmente toma lugar a finales de la estación de crecimiento, durante el verano y finales del otoño, presentándose la tendencia de que los primordios de los conos masculinos se inician primero y se diferencían más rápidamente que los primordios de los conos femeninos (Mergen y Koerting, 1957; Wareing, 1958; Mirov, 1967).

Los estudios de Owens y Molder (1978) sobre las épocas y modelos de diferenciación de los conos en diferentes géneros de coníferas, aportan evidencias de que los conos masculinos de los pinos duros se diferencian a finales del verano, mientras que los conos femeninos, lo hacen justo antes de que se inicie el período de letargo en el otoño. En el caso de los pinos suaves, la diferenciación de los conos masculinos toma lugar también a finales del verano, pero los conos femeninos no se diferencian sino hasta el momento de la polinización en la primavera del año siguiente.

Durante el invierno los primordios florales de la gran mayoría de las especies de pinos que habitan en regiones con clima templado–frío, suspenden su crecimiento y desarrollo para entrar en un estado de letargo, el cual termina a principios de la primavera del siguiente año (Greenwood, 1977).

Lo anteriormente dicho no debe considerarse como una generalidad, ya que hay especies como *Pinus ponderosa* y *P. elliottii,* las cuales no suspenden el crecimiento y desarrollo de los conos femeninos durante la temporada invernal (Mergen y Koerting, 1957; Gifford y Mirov, 1960).

Un fenómeno similar se observa en aquellas especies de pinos que crecen en regiones tropicales cercanas al nivel del mar, las cuales presentan un ritmo de crecimiento acelerado y continuo sin período de letargo durante la temporada invernal, debido a que no existen inviernos fríos que detengan dicho proceso. En estas especies el ciclo reproductivo se ve notablemente alterado, al grado que se requiere de un año o un poco más para que las semillas adquieran su completa madurez, en lugar de los dos años que normalmente requieren aquellas especies que crecen a mayores alturas y/o latitudes (Andresen, 1966; Mirov, 1967).

Las evidencias externas del desarrollo de los conos no se hacen evidentes hasta finales del invierno o principios de la primavera, una vez que los conillos han comenzado a emerger de las yemas florales (Snow, *et al* 1943; Zobel y Goddard, 1954; Gifford y Mirov, 1960; Eggler, 1961; Rehfeldt, 1971).

Al llegar la primavera del año siguiente a la iniciación de los primordios florales, los pequeños conillos comienzan a emerger de las yemas florales, alcanzando su máximo tamaño entre los 10 ó 15 días después de su emergencia (Figs. 6 y 7).

En las diferentes especies de *Pinus* que habitan en nuestro país, la época de floración toma lugar entre los meses de enero a abril, aunque existen especies que florecen en mayo (Patiño, 1973).

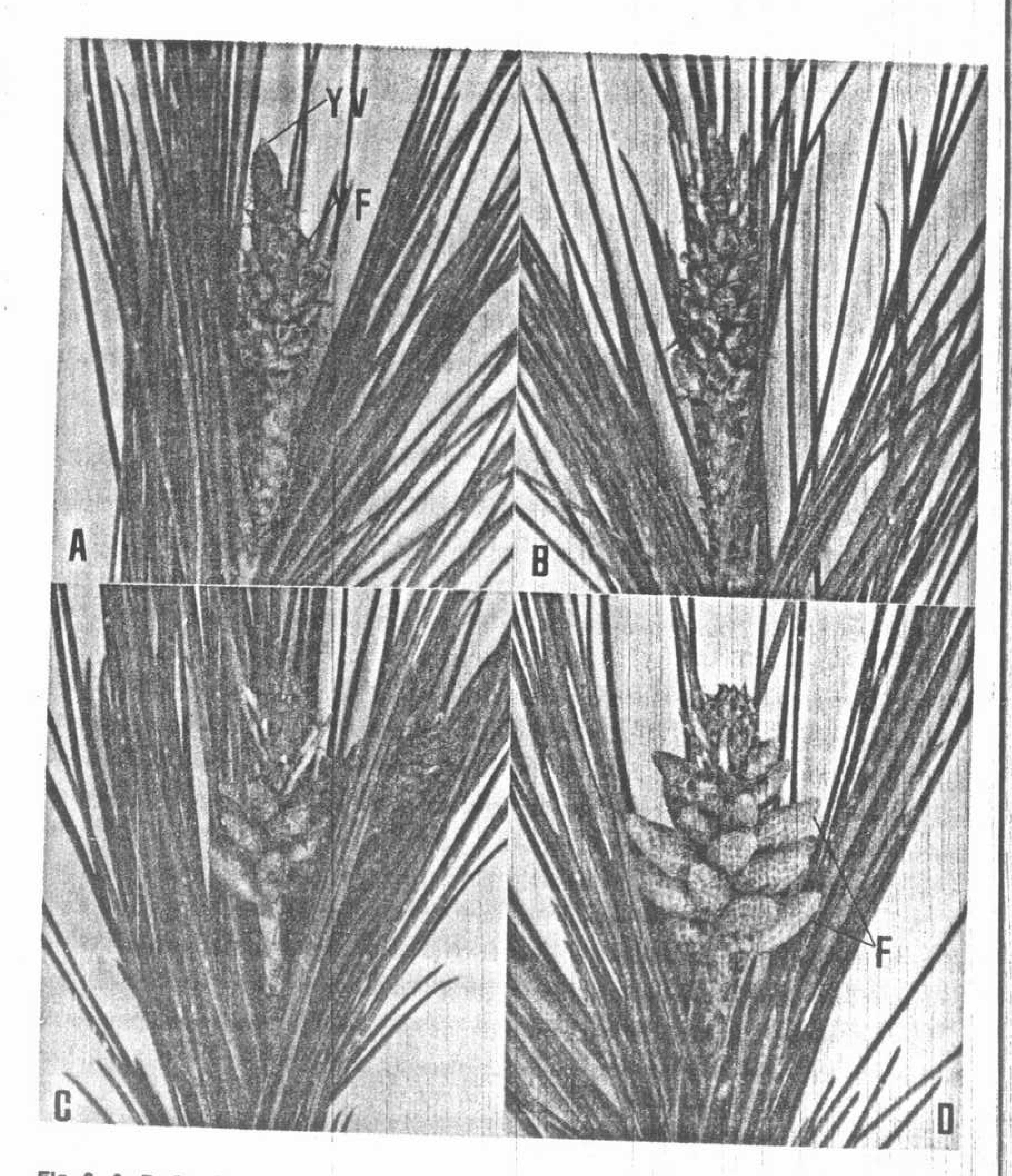


Fig. 6. A, B, C y D secuencia fenológica del desarrollo de las flores masculinas en *Pinus.* YV, yema vegetativa; YF yema floral; F, flores.

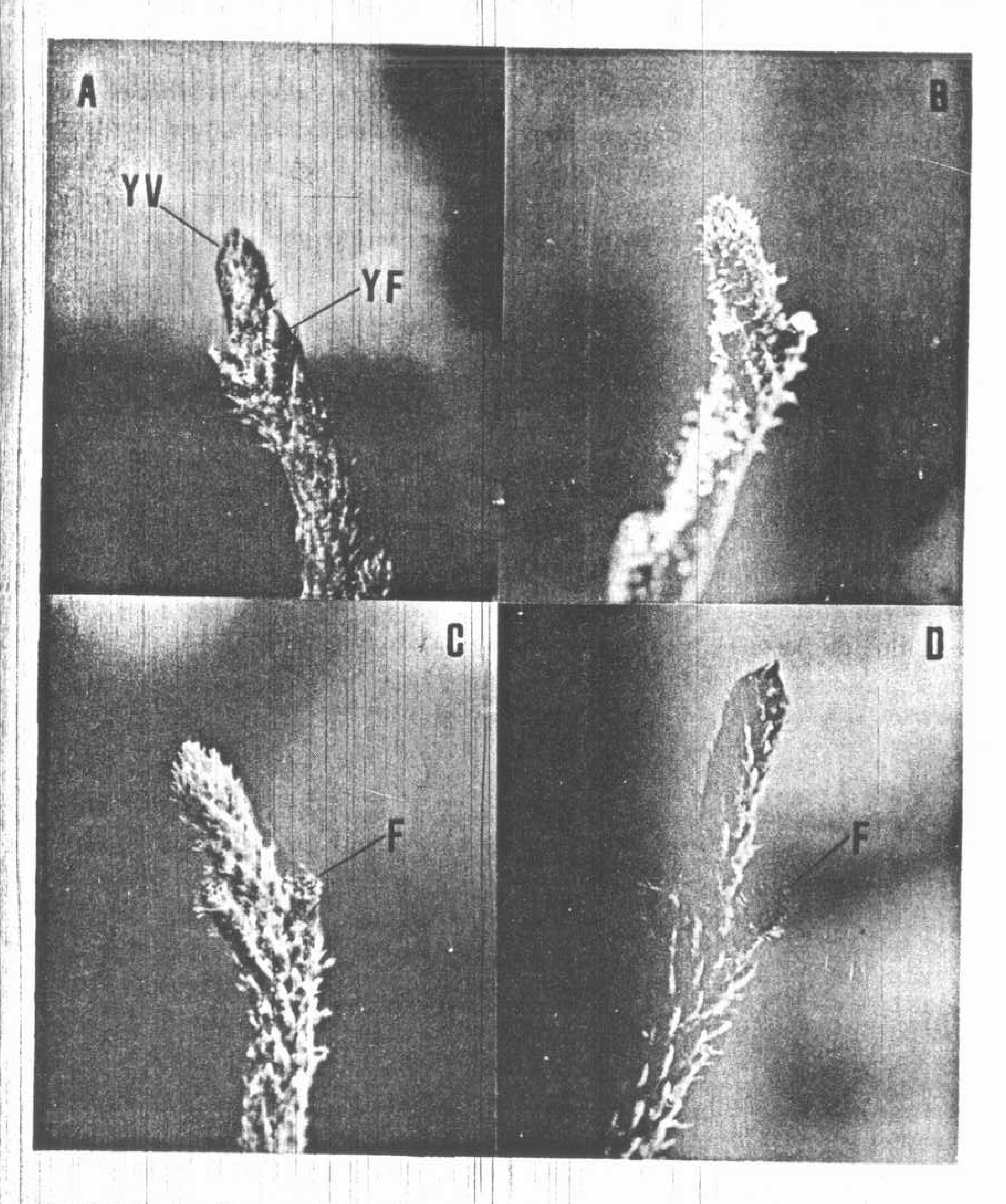


Fig. 7. A, B, C y D secuencia fenológica del desarrollo de las flores femeninas en *Pinus.* YV, yema vegetativa; YF, yema Floral; F, flores.

De manera natural la época de floración para una especie en particular generalmente presenta variaciones año con año, debido sobre todo a las variaciones climáticas. En aquellas especies con amplio rango de distribución natural localizadas en cadenas montañosas, la época de iniciación, desarrollo y apertura de las flores varía considerablemente entre las poblaciones de árboles. Siendo más significativa esta variación, cuando entre las poblaciones se interponen barreras naturales que dificultan el intercambio de material genético (Dorman, 1976).

ESTRUCTURA DE LAS FLORES

Los pinos son plantas monoicas, es decir, producen flores masculinas y femeninas en el mismo árbol (Martínez, 1948). Las flores de los pinos no corresponden a flores tal y como las conocemos, sino que son estróbilos unisexuales los cuales carecen de cáliz, corola, estambres y pistilos (Krugman, *et al.* 1974).

Las flores masculinas (estróbilos microsporangiados) nacen en las axilas de las hojas y se encuentran agrupadas en racimos subterminales (Fig. 8). Por lo general este tipo de flores se originan en ramas delgadas de la parte inferior de la copa.

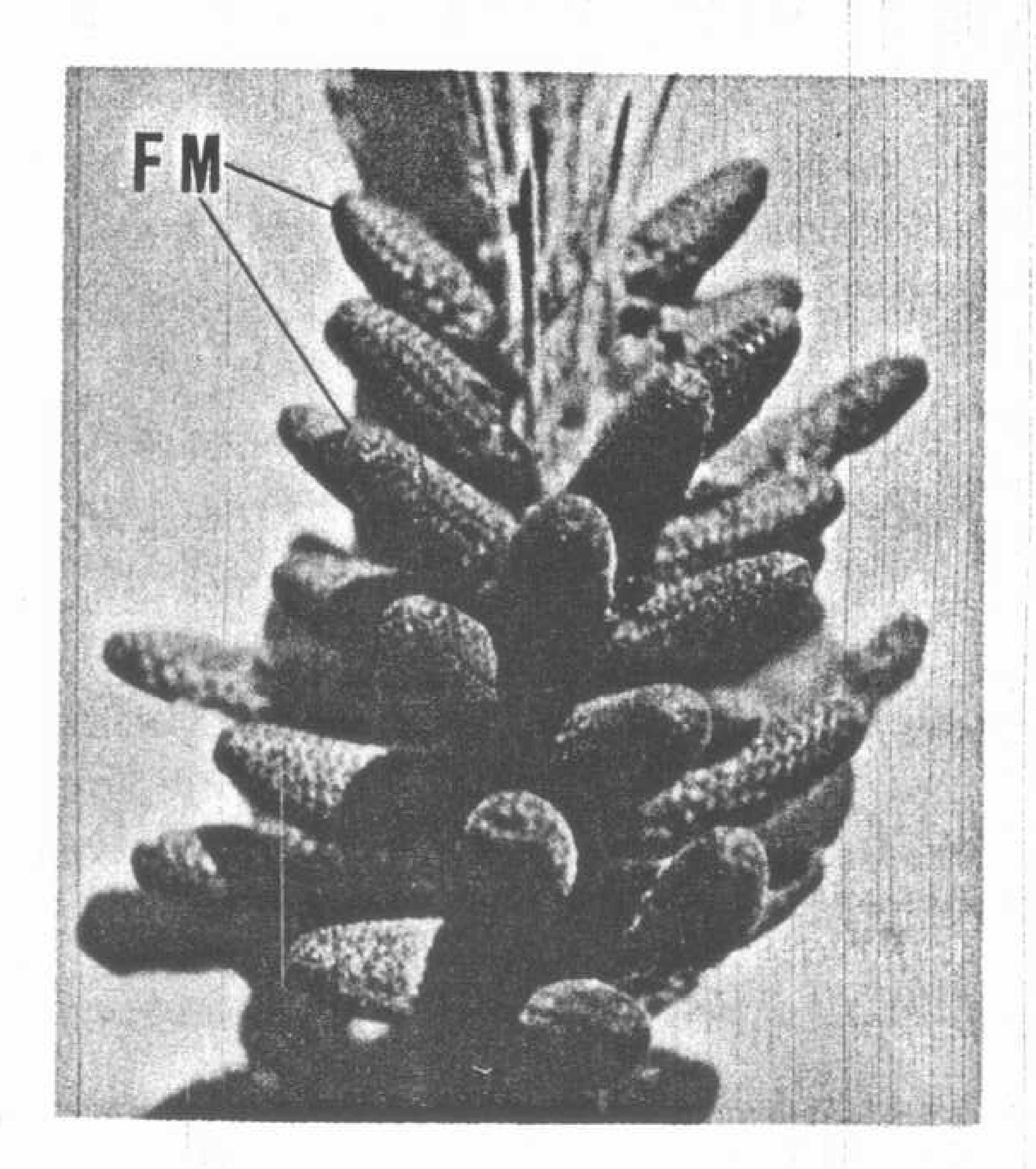


Fig. 8. Flores masculinas de *Pinus* FM, flores masculinas.

Los estróbilos microsporangiados están formados por un gran número de escamas delgadas y membranosas llamadas microsporofilas (Fig. 9a). Las microsporofilas se encuentran distribuidas en torno a un eje central siguiendo una disposición helicoidal (Fig. 9 b). Debajo de cada microsporofila están adheridos dos microsporangios o sacos polínicos, los cuales llevan en su interior a las microsporas o granos de polen (Mirov, 1967). Véase Fig. 9 c.

En algunas especies de pinos como *Pinus hartwegii,* las flores masculinas presentan una coloración violácea. Algunas otras especies como *P. halapensis* las presentan de un color verde amarillento.

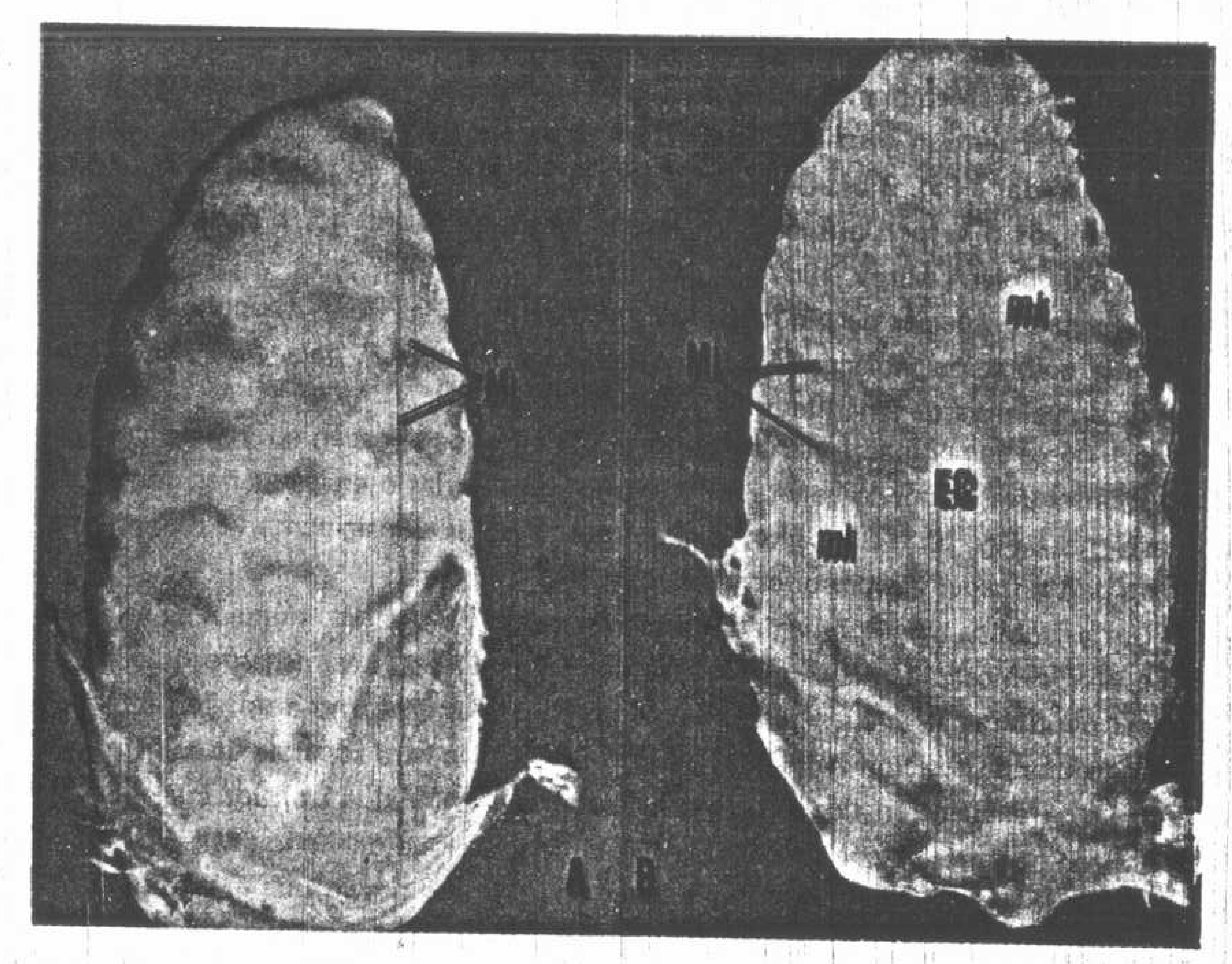
Las flores femeninas (estróbilos megasporangiados), nacen en yemas laterales o subterminales y por lo general se encuentran solitarias o en pequeños grupos de dos o tres (Fig. 10). Básicamente este tipo de flores se originan en ramas gruesas de las partes media y superior de la copa.

Los estróbilos megasporangiados están formados por un gran número de escamas gruesas y carnosas llamadas megasporofilas (Fig. 11 a). Las megasporofilas o escamas ovulíferas se encuentran firmemente adheridas en torno a un eje central siguiendo una disposición helicoidal (Fig. 11 b). En la cara superior de cada megasporofila se encuentran dos óvulos o megasporangios (Fig. 11 c), los cuales se caracterizan por presentar el micrópilo dirigido hacia el eje del cono (Mirov, 1967).

Cada escama ovulífera está apoyada en una bráctea, por lo que el estróbilo megasporangiado es una estructura compuesta, en comparación con los estróbilos microsporangiados, los cuales son estructuras simples debido a que los microsporangios están directamente adheridos a los apéndices primarios de las microsporofilas. Las brácteas del estróbilo femenino son mucho más cortas que las escamas ovulíferas con las que se encuentran asociadas (Foster y Gifford, 1974).

Las flores femeninas aunque varían de tamaño de acuerdo con la especie, por lo general son de un color púrpura.

Los óvulos de los pinos están constituidos por los tegumentos los cuales rodean y protegen a un tejido llamado nucela. En el extremo opuesto al pedicelo del óvulo, se encuentra una cavidad llamada cámara polínica, la cual queda comunicada al exterior a través de un pasaje llamado micrópilo (Cronquist, 1974; Fig. 13).



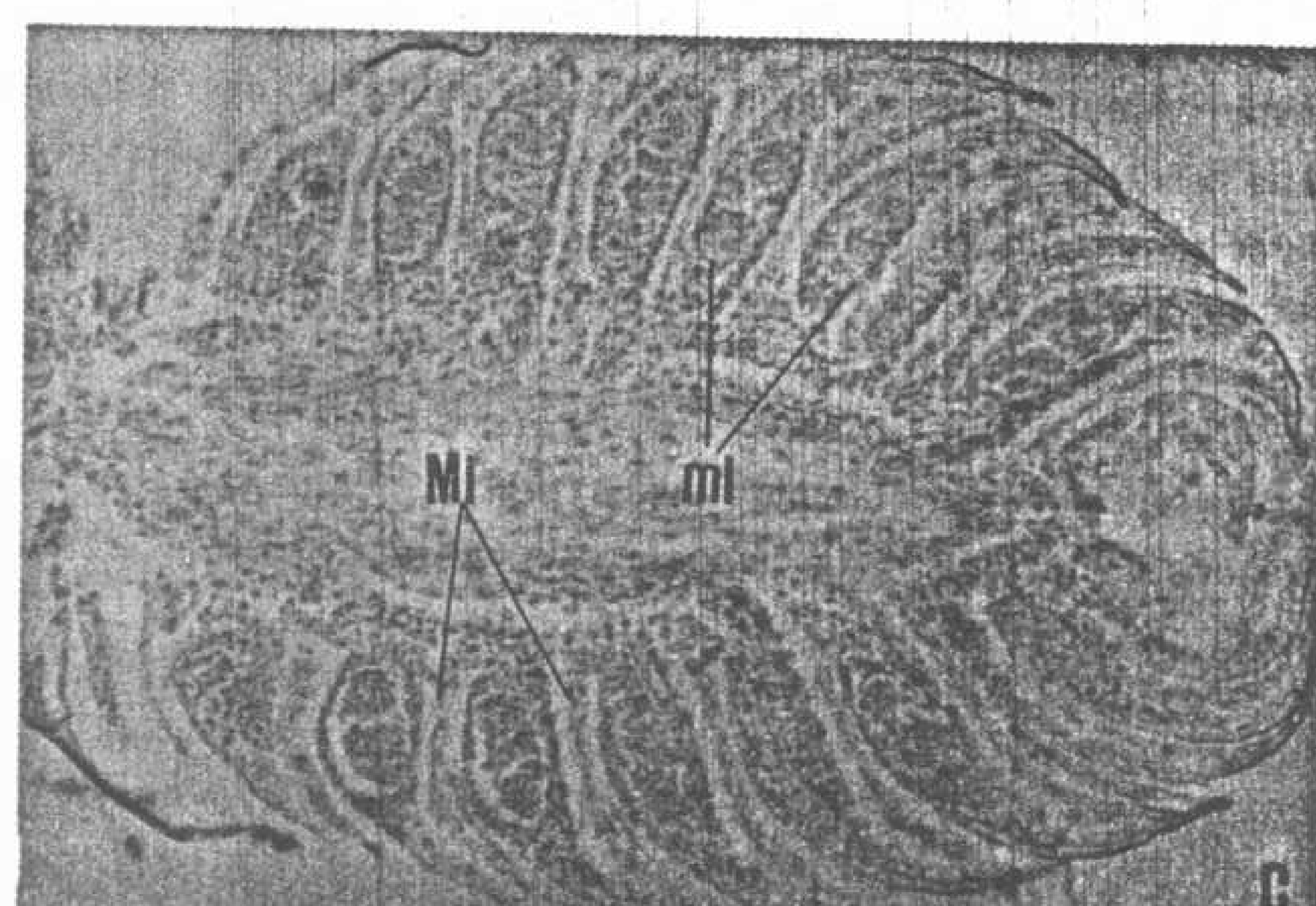


Fig. 9. Microfotografía del estróbilo microsporangiado en *Pinus*. A, estructura externa 1X. B, estructura interna 1X. C, estructura interna 10X. Ml, microsporofilas; ml, microsporangios; EC, eje central.

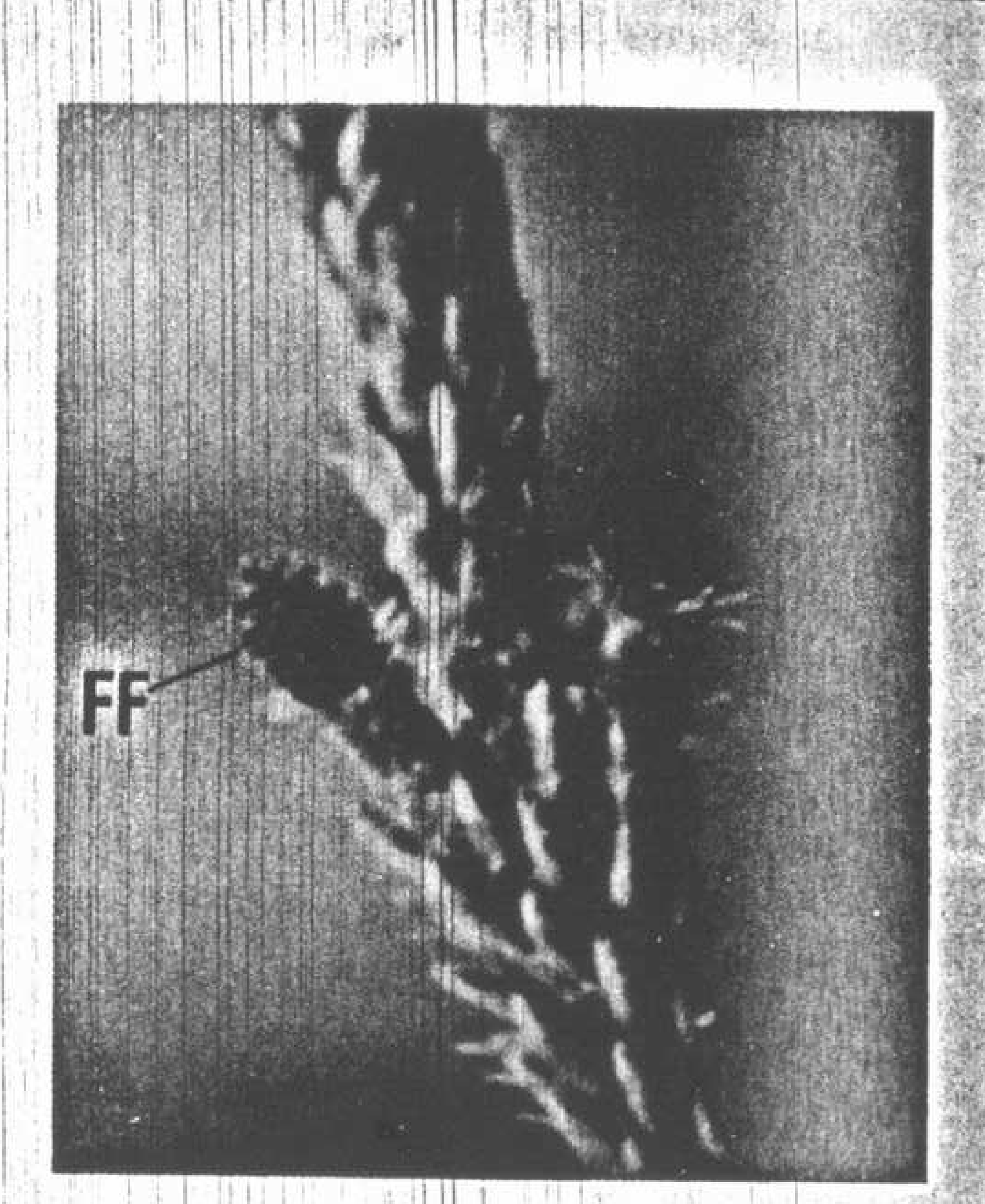


Fig. 10. Flores femeninas de *Pinus*. FF, **flores femeninas.**

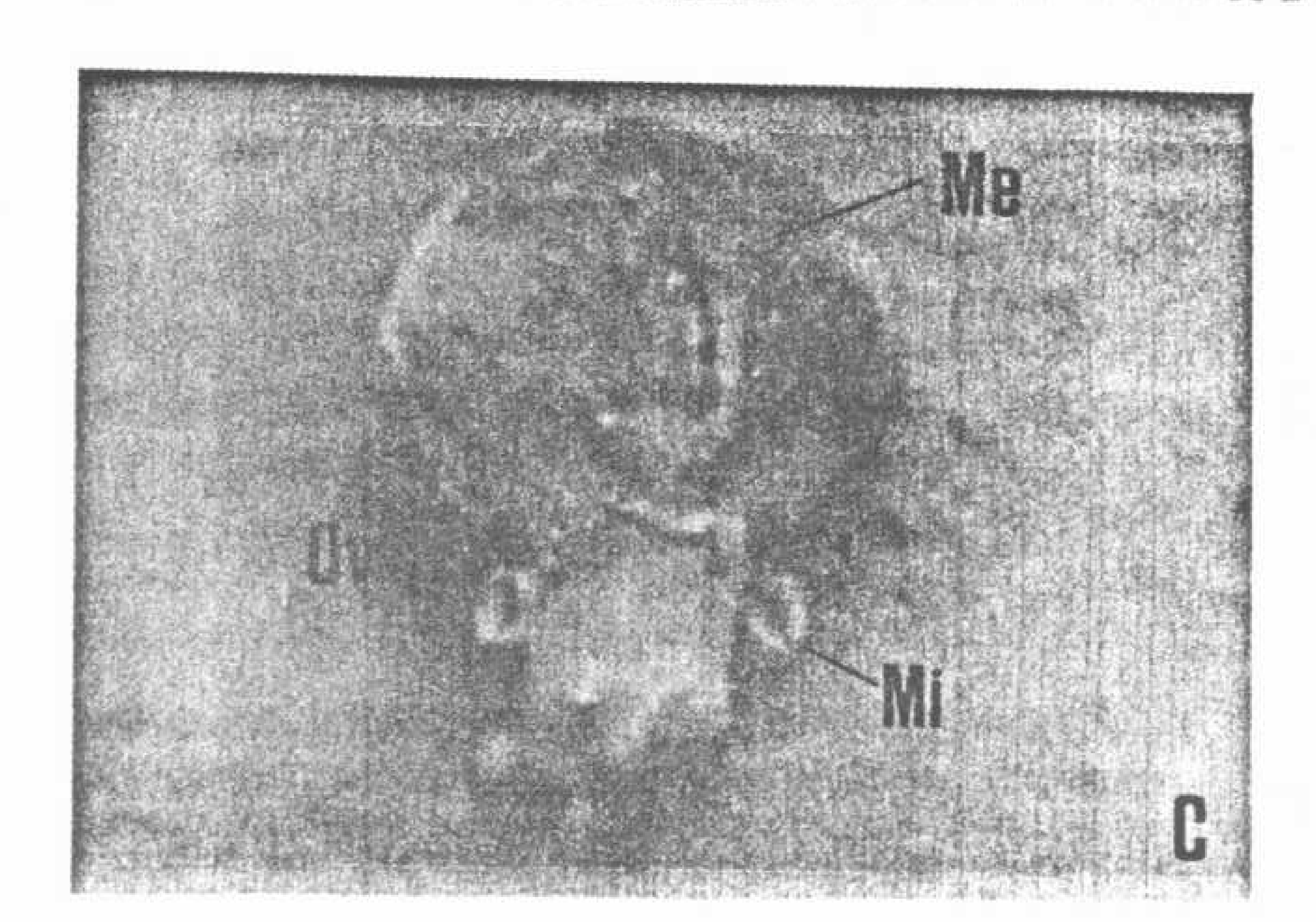


Fig. 11. Microfotografía del estróbilo megasporangiado en *Pinus*. A, estructura externa 1X. B, estructura interna 1X. C, escama ovulífera (megasporofila) mostrando los dos óvulos 1.6X. Me, megasporofilas; Ov, óvulos; Mi, micrópilo; EC, eje central.

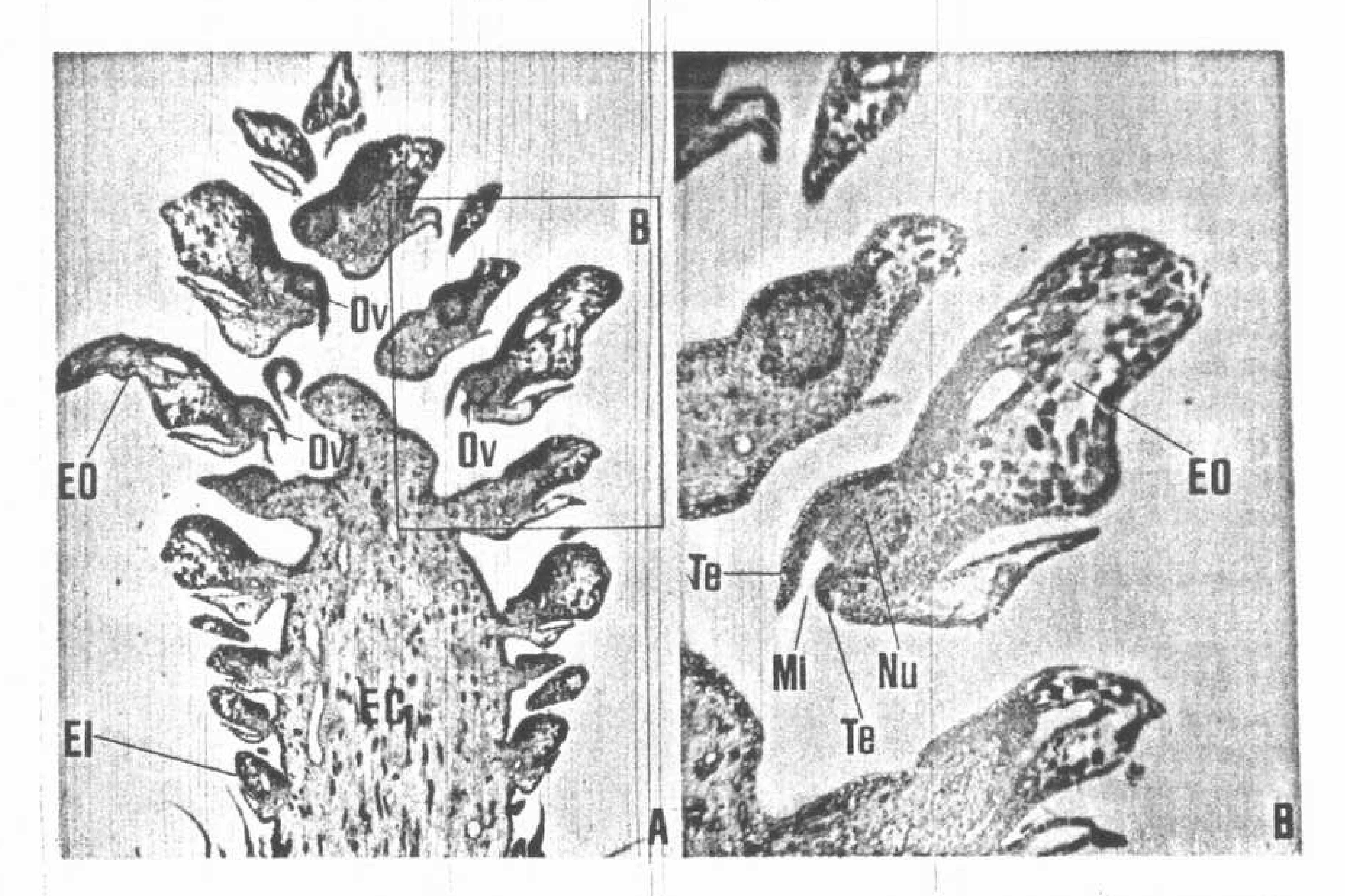


Fig. 12. A, microfotografía de un corte longitudinal de un estróbilo femenino de *Pinus* mostrando las diferentes partes que le constituyen 4x. B, ampliación del cuadro de la parte superior derecha de A, 10X. Ov, óvulo; EO, escama ovulífera; EI, escama infértil; EC, eje central; Te, tegumentos; Mi, micrópilo; Nu, nucela.

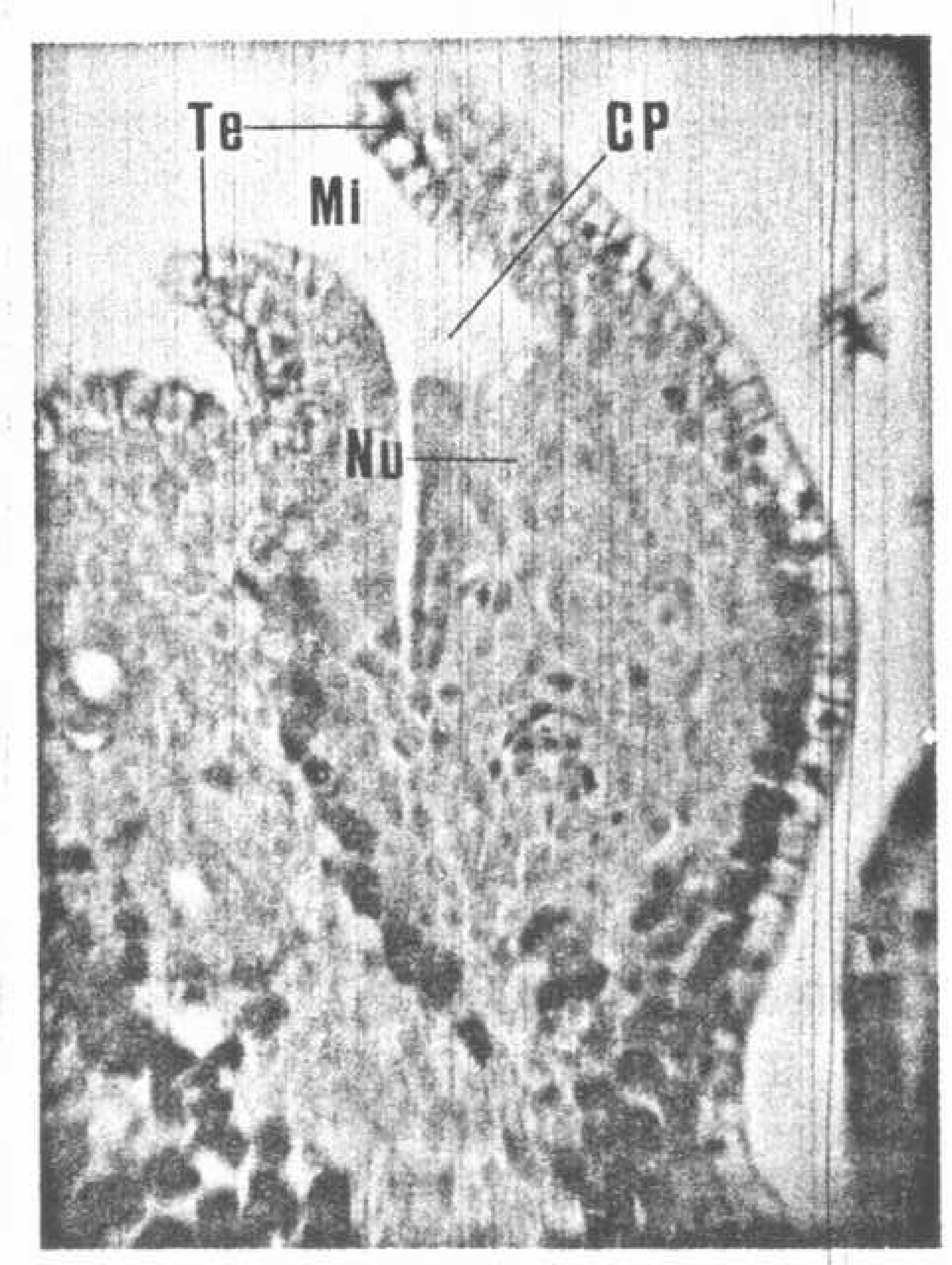


Fig. 13. Microfotografía de un corte longitudinal de un óvulo joven de *Pinus* 40X. Te, tegumentos; Mi, micrópilo; CP, cámara polínica; Nu, nucela.

ESPOROGENESIS

Con el nombre de esporogénesis se conoce al proceso de formación y desarrollo de las células sexuales en el interior de las estructuras florales de los pinos. La ontogenia de los granos de polen y de los óvulos, recibe el nombre de microsporogénesis y megasporogénesis respectivamente (Foster y Gifford, 1974).

Los estudios sobre la ontogenia de las células sexuales de los pinos son escasos, especialmente en lo que respecta a la formación de los granos de polen. Lo anterior tal vez se debe a que las primeras etapas de la formación de los estróbilos microsporangiados son difíciles de reconocer y predecir.

MICROSPOROGENESIS Y FORMACION DEL GAMETOFITO MASCULINO

El proceso de formación y desarrollo de los granos de polen o microsporas recibe el nombre de microsporogénesis. Las etapas de este proceso que mayor atención han recibido han sido la meiosis y la formación de los granos de polen (Mergen *et al,* 1963).

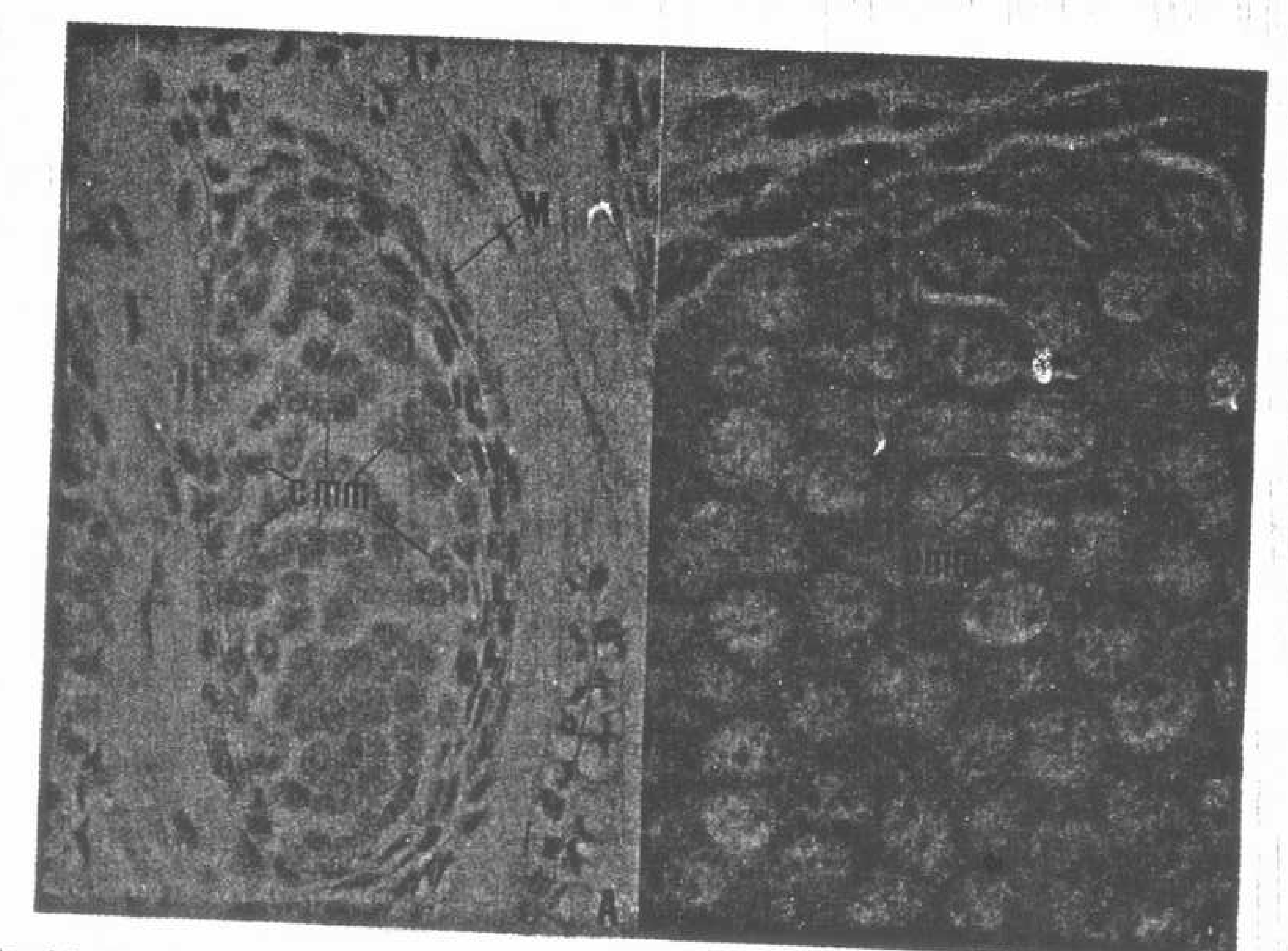


Fig. 14. A y B, corte longitudinal de un microsporangio de *Pinus* mostrando las células madres de las microsporas también llamadas microsporocitos. M, microsporangio; cmm, células madres de las microsporas o granos de polen.

En la mayoría de los pinos el desarrollo completo de las flores masculinas dura un año aproximadamente. Los primordios florales se inician durante la primavera o a principios del verano y al llegar la temporada invernal, los microsporangios presentan un tejido esporógeno bien definido.

En el interior de los microsporangios se encuentra una gran cantidad de células diploides llamadas microsporocitos o células madres de las microsporas (Fig. 14). Estas células madres de las microsporas darán por meiosis a cuatro microsporas o granos de polen. En la mayoría de los pinos la división meiótica de los microsporocitos ocurre en la primavera, justo antes de la polinización, aunque hay especies que lo hacen durante el otoño (Cecich, 1981).

Cuando los miembros de una tétrada de microsporas se encuentran aún rodeados por la pared del microsporocito toma lugar la formación de los sacos aéreos, lo cual obedece a la separación de las paredes externa (exina) e interna (intina) que rodean a cada una de las microsporas (Fig. 15 a).

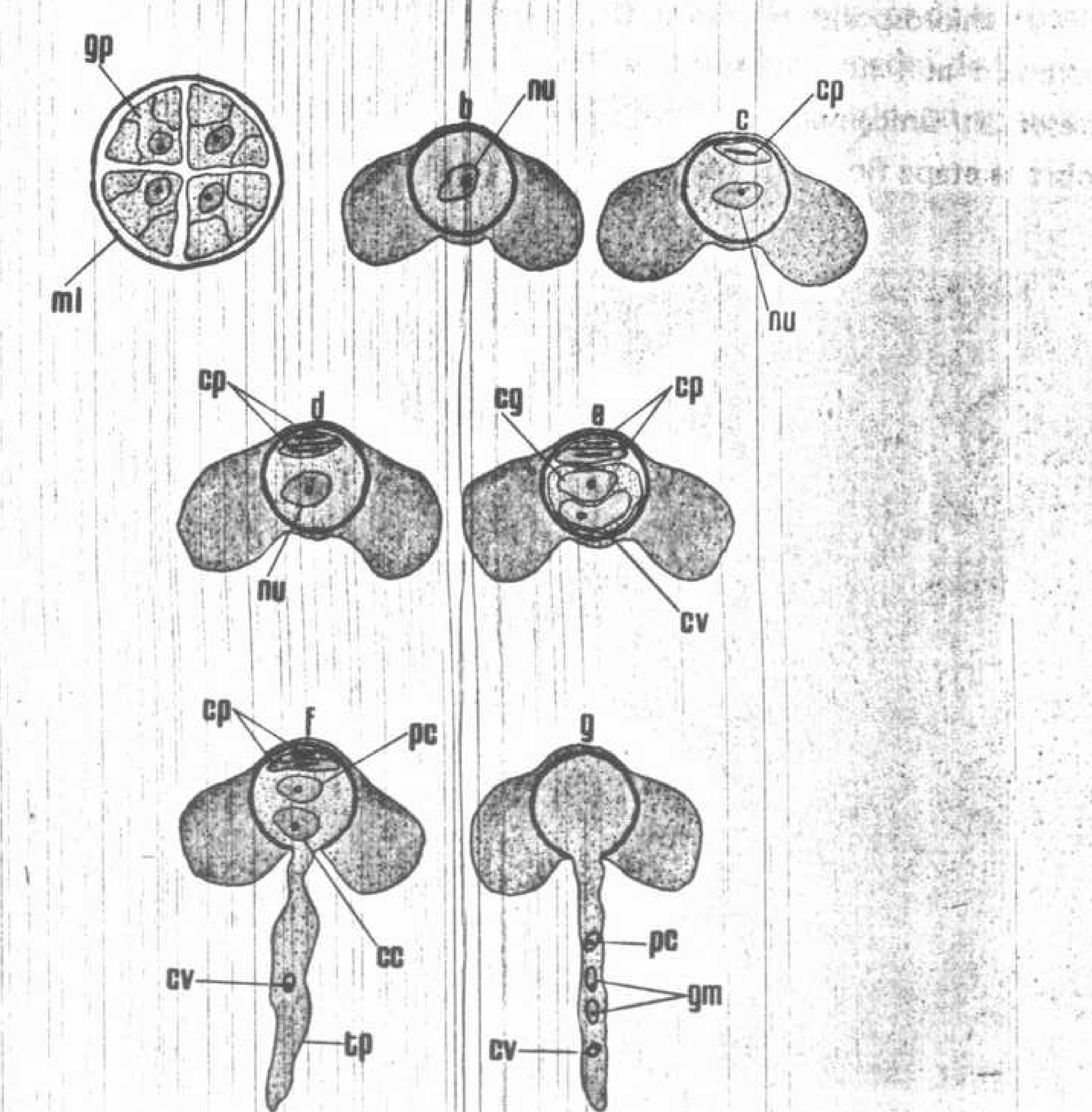


Fig. 15. Representación esquemática del desarrollo del gametofito masculino en *Pinus.* ml, microsporocito; gp, grano de polen; nu, núcleo; cp, células protálicas; cg, célula generadora; cv, célula vegetativa; cc, célula del cuerpo; pc, célula ~~del cuerpo~~; tp, tubo polínico; gm, gametos masculinos.

Una vez que la microspora llamada también gametofito masculino se ha liberado de la pared del microsporocito, pero antes de que salga del microsporangio, su núcleo se divide tres veces consecutivas, para dar lugar en las dos primeras divisiones a las células protálicas, las cuales por lo común se sitúan en el extremo opuesto al poro germinativo (Fig. 15 b, c y d). La tercera división del núcleo da origen a dos células diferentes: la célula generadora y la célula vegetativa. Esta última es más grande que la primera y por lo común ocupa el resto del espacio encerrado por la pared del grano de polen (Cronquist, 1974; Fig. 15 e).

Las microsporas al tiempo de ser liberadas del microsporangio están provistas de un par de sacos aéreos totalmente desarrollados, los cuales aligeran su peso y facilitan su dispersión por medio del viento. En la parte inferior, entre los sacos aéreos, se localiza una región suave y estrecha llamada poro germinativo, el cual viene a ser el lugar por donde emerge el tubo polínico (Christiansen, 1973; Hanover, 1973; Fig. 16).

Las microsporas o granos de polen al momento de su liberación del microsporangio aún no han terminado su desarrollo. En este estadio las microsporas presentan únicamente los cuatro núcleos anteriormente señalados. Los detalles sobre la etapa final de su desarrollo serán tratados más adelante.

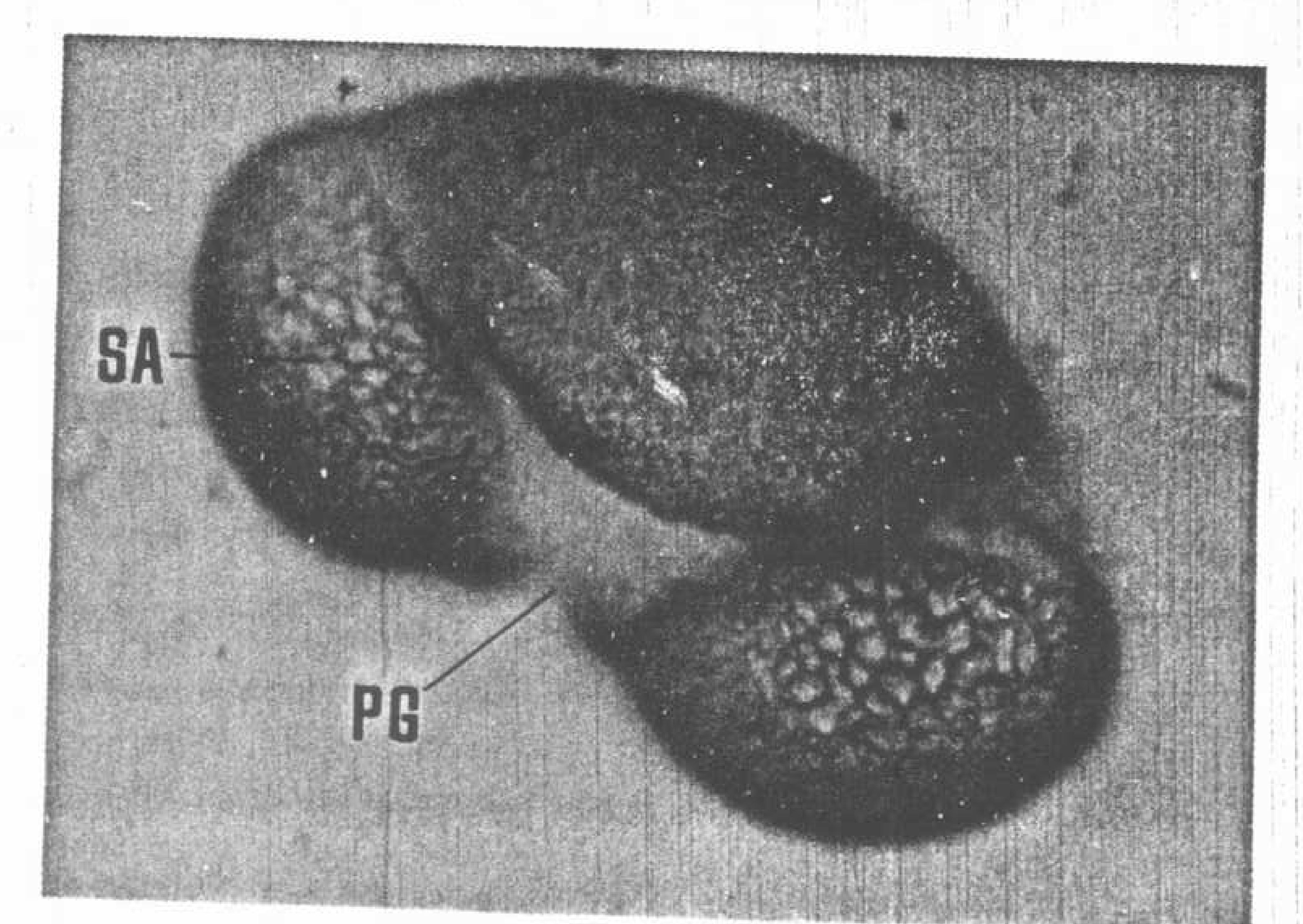


Fig. 16. Microspora o grano de polen de *Pinus montezumae* mostrando su estructura externa. 100X. SA, saco aéreo; PG, poro germinativo.

MEGASPOROGENESIS Y FORMACION DEL GAMETOFITO FEMENINO

El proceso de formación y desarrollo de los óvulos en los pinos recibe el nombre de megasporogénesis.

En los pinos el desarrollo completo de las flores femeninas dura un año aproximadamente. Los primordios florales se inician durante la primavera para aquellas especies de clima templado y durante el verano o a principios del otoño, para las especies que crecen en climas más fríos. Al llegar la primavera del año siguiente, las flores han completado su desarrollo y se encuentran listas para ser polinizadas (Mergen y Koerting, 1957; Gifford y Mirov, 1960).

Antes de que tome lugar la polinización los óvulos están formados por un tejido meristemático llamado nucela. La nucela se encuentra rodeada firmemente por los tegumentos, los cuales en este momento son suaves y delgados. La nucela a su vez queda comunicada al exterior por medio de un pasaje llamado micrópilo (Fig. 13).

Al tiempo de la polinización se comienza a diferenciar en el interior de la nucela una célula llamada megasporocito, también conocida por célula madre de las megasporas (Fig. 17 a). Una vez que el megasporocito se ha diferenciado, un grupo de

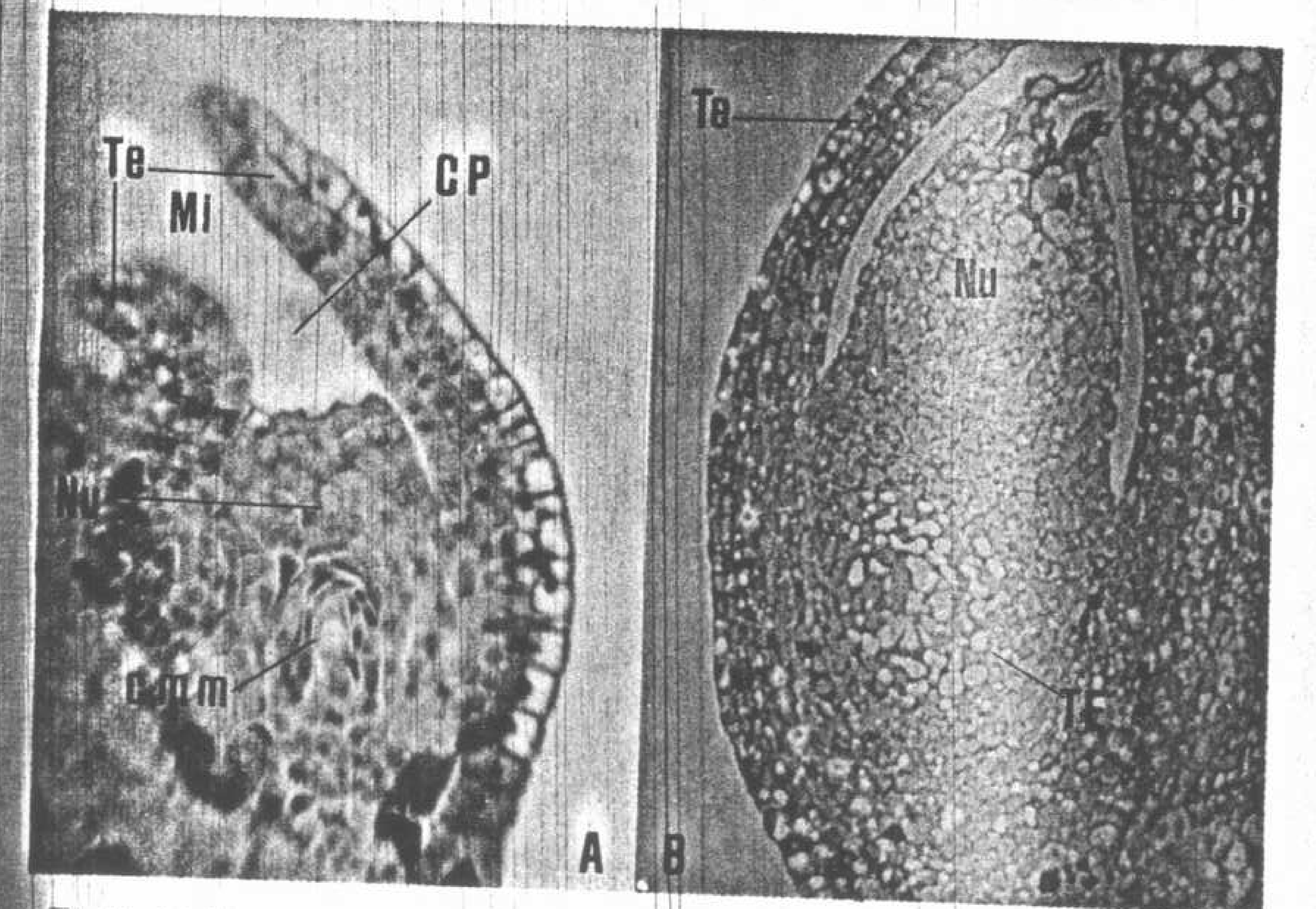


Fig. 17. A y B, corte longitudinal de un óvulo joven de *Pinus*, mostrando la célula madre de las megasporas (cmm) y el tejido esponjoso (TE). 40X. Te, tegumentos; Mi, micrópilo; Nu, nucela; CP, cámara polínica.

células modificadas procedentes de la nucela comienzan a rodearlo. Estas células modificadas en conjunto constituyen el tejido esponjoso cuya función está íntimamente relacionada con la nutrición del gametofito femenino (Emig, 1931; Cecich, 1978; Fig. 17 b).

Tiempo después la célula madre de las megasporas se divide por meiosis y dependiendo de la especie se producen tres o cuatro megasporas haploides, de las cuales sólo una es funcional y eventualmente irá dando origen al gametofito femenino, al cual comúnmente se le llama endospermo (Konar y Oberoi, 1969).

Durante la primera división meiótica, los 24 cromosomas (el número diploide en los pinos) se reducen a la mitad y cada una de las megasporas resultantes presentan un número cromosómico haploide (12 cromosomas) (Mirov, 1967). Dos o tres semanas después las células remanentes disminuyen de tamaño y finalmente se desintegran (Emig, 1935).

La megaspora funcional después de un breve período de letargo comienza su actividad con una serie de divisiones nucleares libres, las cuales generalmente ocurren a intervalos regulares.

A medida de que la megaspora funcional comienza a entrar en actividad, las células del tejido esponjoso se van transformando en alimento, con objeto de proporcionar la energía necesaria para el crecimiento del gametofito femenino y el continuo aumento en el número de sus núcleos. Como resultado de la digestión del tejido esponjoso y del alargamiento de la nucela, se va formando en el centro del óvulo una vacuola, la cual continuamente aumenta de tamaño (Emig, 1931; Fig. 18a y b).

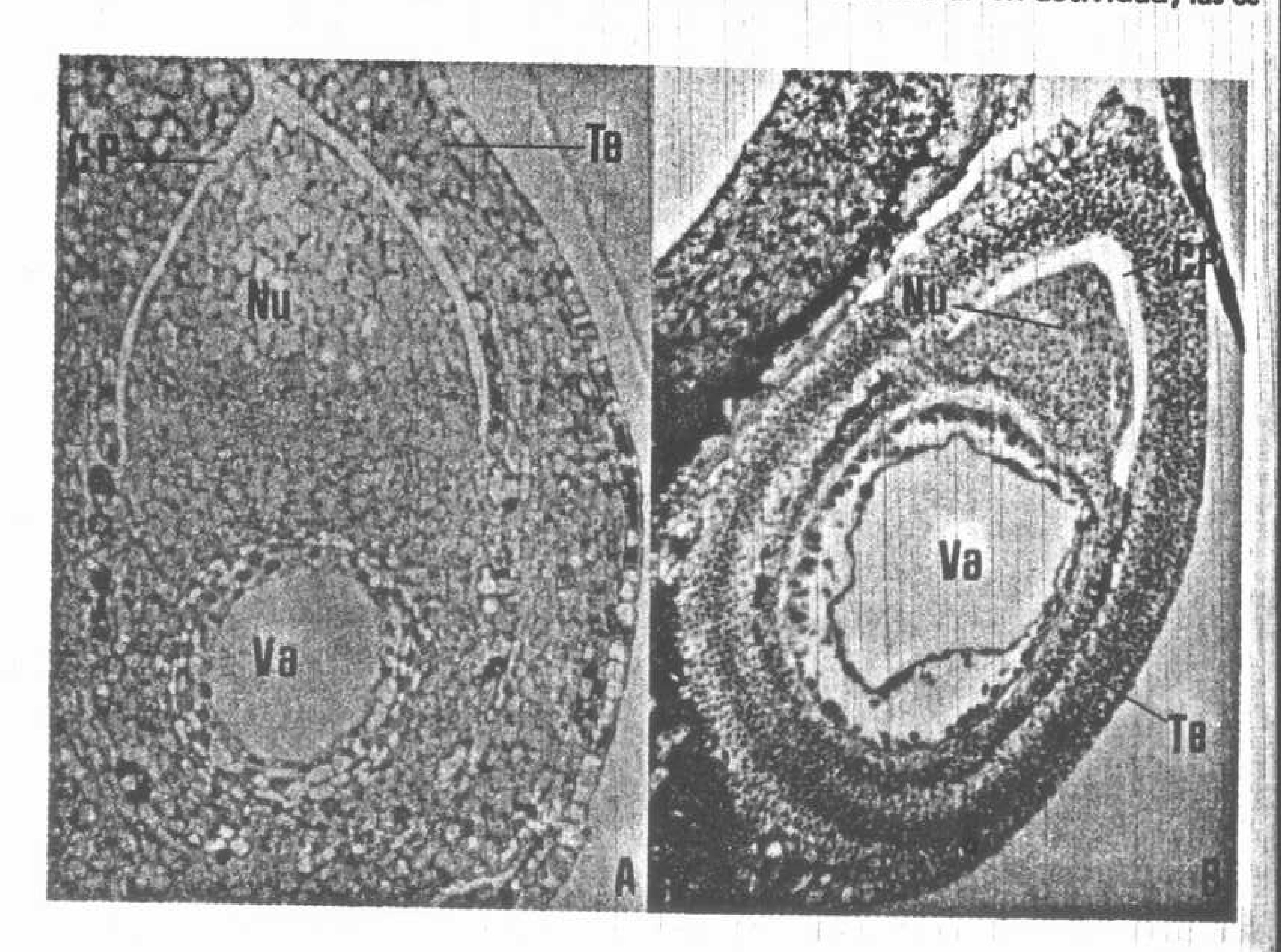


Fig. 18. A y B, corte longitudinal de un óvulo joven de *Pinus*, mostrando la vacuola central, por 40X y 10X respectivamente. CP, cámara polínica; Nu, nucela; Va, vacuola; Te, tegumentos.

El gametofito femenino se inicia en el centro del óvulo. Al final del primer mes de crecimiento es posible encontrar en el interior de la vacuola unos 16 a 32 núcleos. Al tener el gametofito femenino unos 2000 núcleos aproximadamente, se comienza a formar a su alrededor una membrana. El factor más importante que determina la continuación del crecimiento del gametofito femenino, es el suministro de alimento, el cual depende directamente de la continua digestión enzimática de la nucela, para lo cual se requiere de un suministro de agua adecuado. Cuando el suministro de agua es deficiente ya sea por haberse presentado un retraso en la temporada de lluvias, o bien por una disminución de las mismas, se origina el aborto de una gran cantidad de óvulos (Emig, 1935).

Al llegar la temporada invernal el desarrollo del gametofito femenino queda suspendido en muchas especies de pinos, para reanudarse rápidamente en la primavera siguiente (Foster y Gifford, 1974). Posiblemente en los pinos que crecen en regiones tropicales, el desarrollo del gametofito femenino sea continuo, debido a que no existen inviernos fríos que detengan este proceso.

Al tiempo de la fertilización el gametofito femenino ya ha llenado la cavidad del óvulo, presentando una forma completamente celular. Las células de la nucela han sido digeridas casi en su totalidad, con excepción de la parte cercana al extremo micropilar. Las células que constituyen en este momento al gametofito femenino (Fig. 19), paulatinamente irán acumulando sustancias nutritivas, las cuales servirán para sostener tanto la germinación como los primeros estadios del crecimiento y desarrollo del embrión.

Unas dos semanas antes de la fertilización, algunas células superficiales del gametofito femenino, cercanas al extremo micropilar del mismo, se dividen y dan lugar a los arquegonios (Fig. 20). En los pinos el número de arquegonios que se desarrollan es variable, siendo de 2 a 6 el número más frecuente (Fig. 21).

El arquegonio cuando se encuentra totalmente desarrollado está formado por ocho pequeñas células en el cuello arregladas en dos hileras de cuatro. Consiste además de la célula del canal ventral y de la oosfera. Esta última al ser fertilizada dará origen al embrión de la semilla. Generalmente la célula del canal ventral se desorganiza antes de que tome lugar la fertilización (Holman y Robbins, 1939; Arnett y Braungart, 1970; Fig. 22).

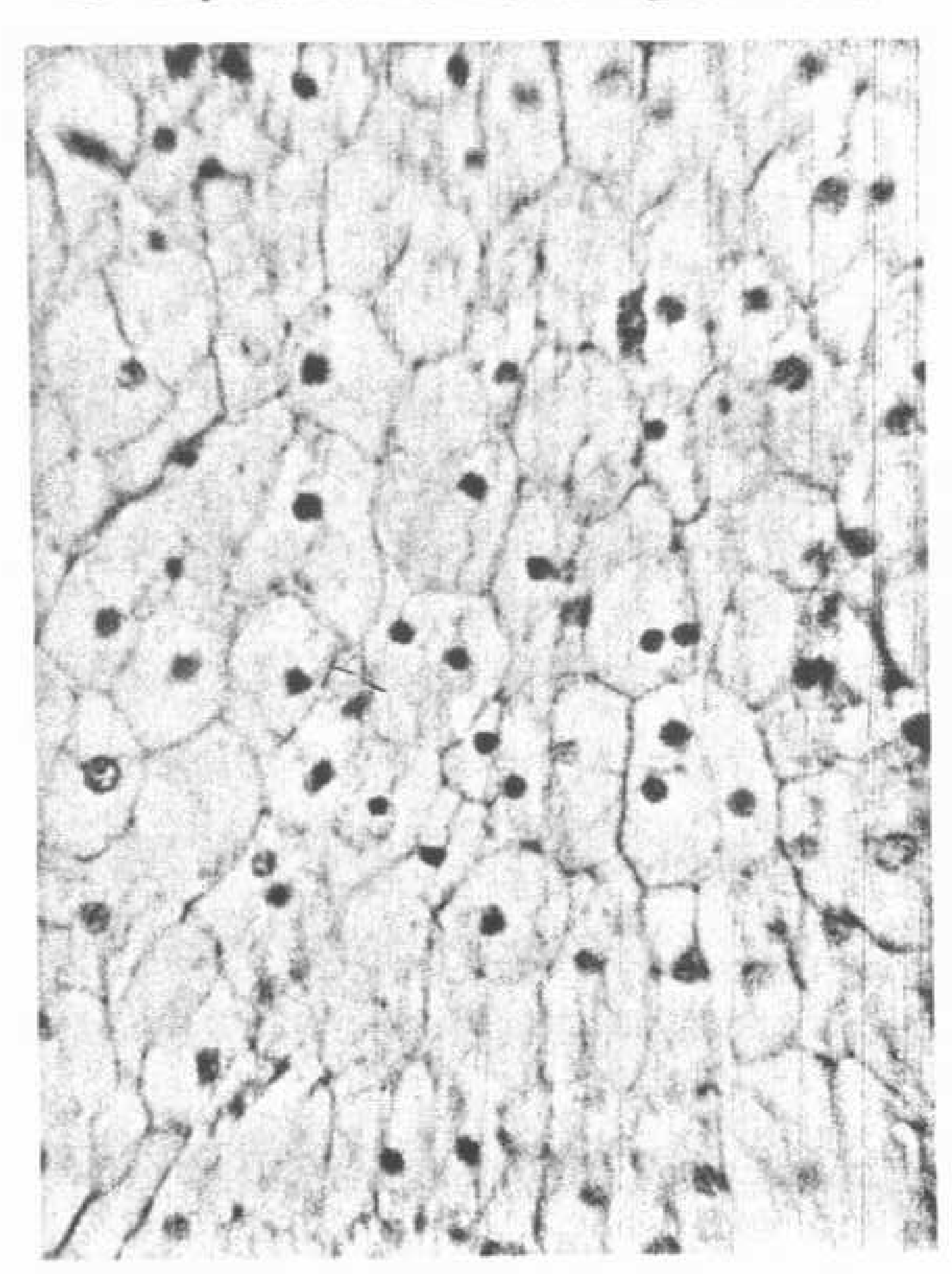


Fig. 19. Corte longitudinal del gametofito femenino de *Pinus*, mostrando las células que le constituyen. 40X.

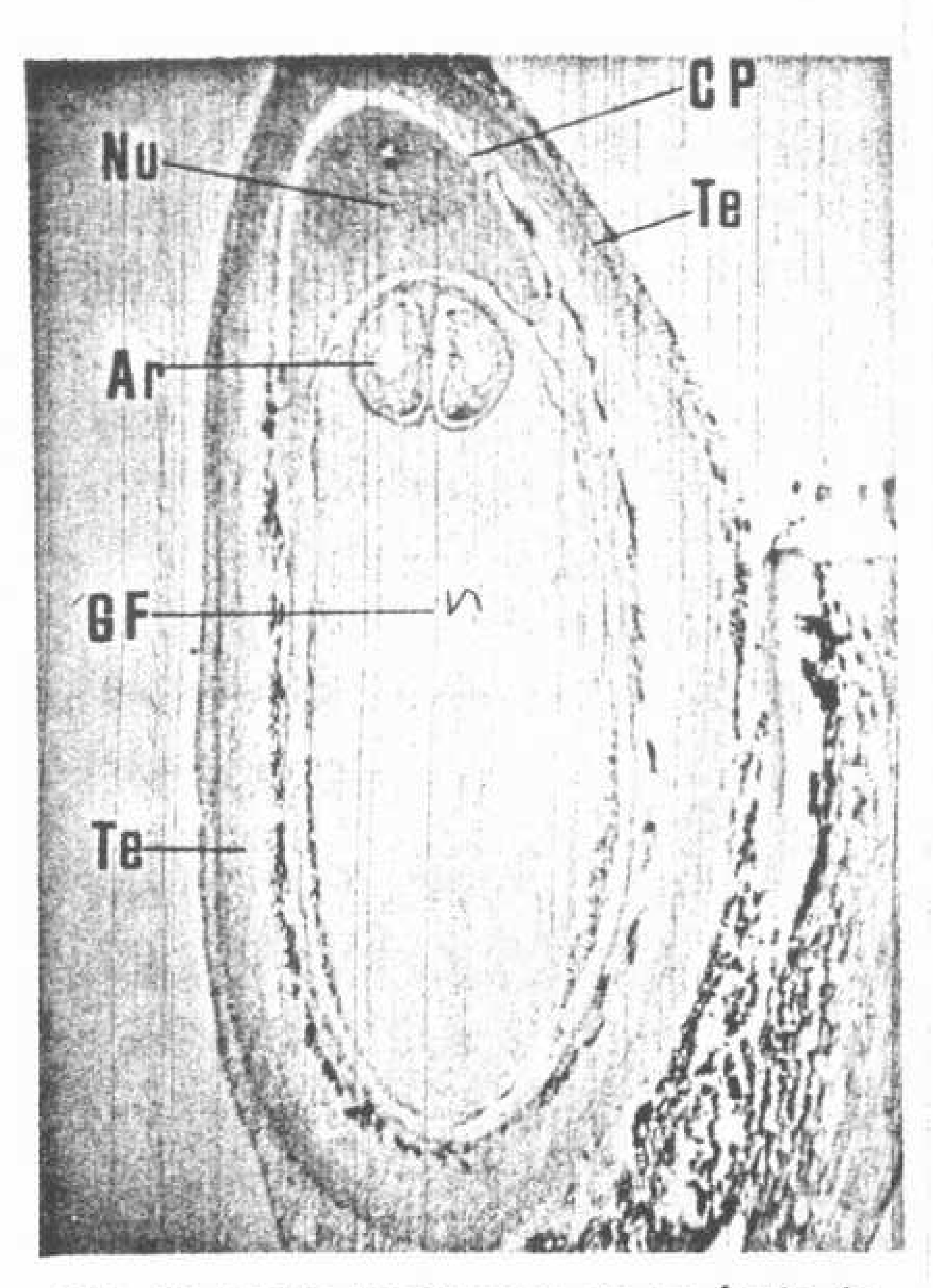


Fig. 20. Corte longitudinal de un óvulo de *Pinus* al momento de la fertilización. 4X. Nu, nucela; CP, cámara polínica; Te, tegumentos; Ar, arquegonios; GF, gametofito femenino.

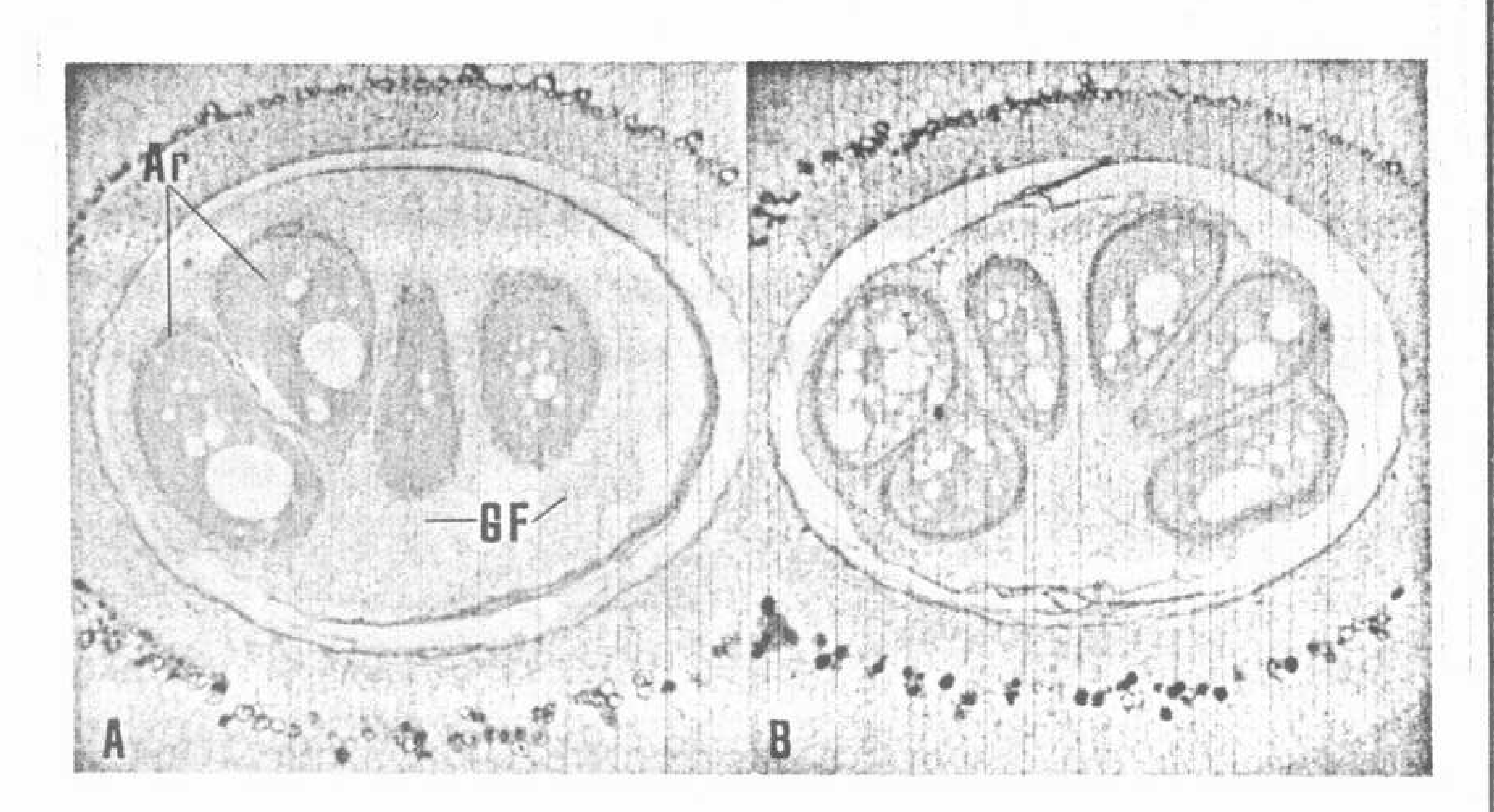


Fig. 21. A y B, corte transversal de un óvulo de *Pinus* mostrando cuatro y seis arquenios respectivamente, 10X. Ar, arquegonios; GF, gametofito femenino.

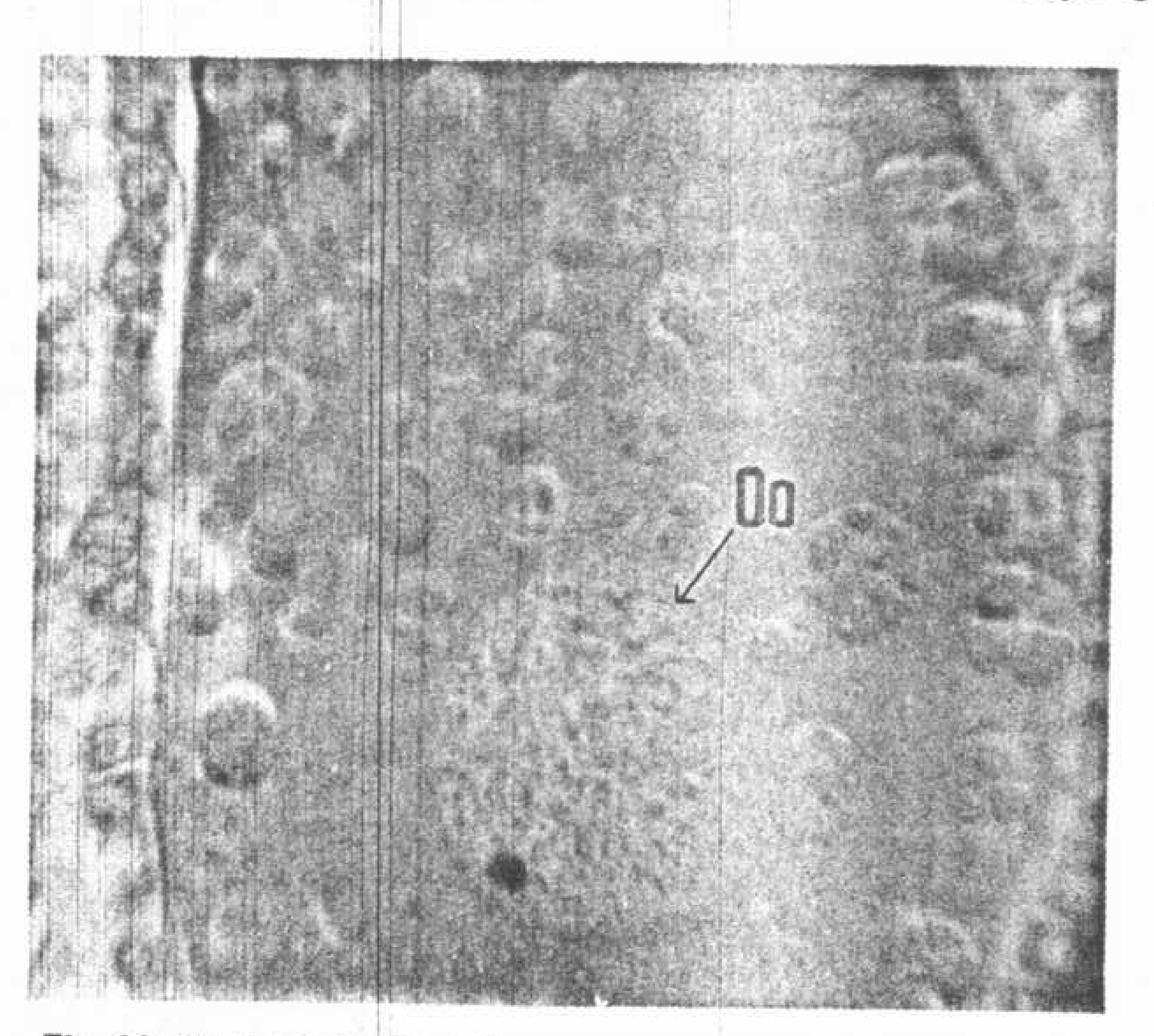


Fig. 22. Corte longitudinal de un arquegonio maduro de *Pinus* antes de la fertilización, 40X. Oo. oosfera.

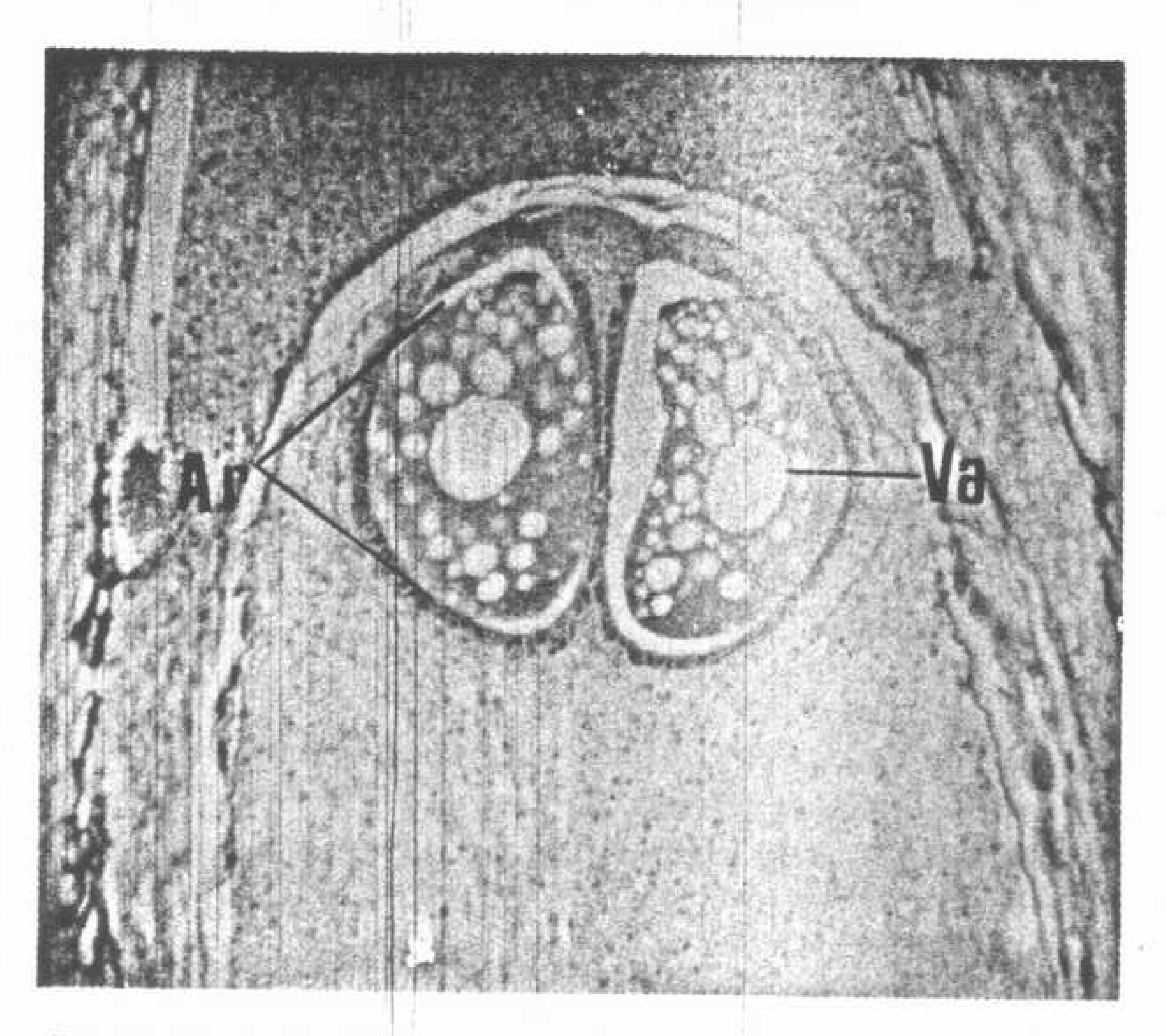


Fig. 23. Corte longitudinal de un óvulo de *Pinus*, mostrando los arquegonios y las numerosas vacuolas en el interior de los arquegonios, 10X. Ar, arquegonios; Va, vacuolas.

El citoplasma del arquegonio está constituido por un gran número de vacuolas (Fig. 23), las cuales contienen en su interior nucleoproteínas, proteínas, azúcares y algo de lípidos, que servirán como fuente de alimento al proembrión en sus primeros estadios. Dichas vacuolas durante el desarrollo del arquegonio se van agrandando, hasta que adquieren su máximo tamaño justo antes de que tome lugar la fertilización. Una vez que la oosfera ha sido fertilizada, el cigoto se comienza a dividir para formar al proembrión y conforme éste se va desarrollando, las vacuolas gradualmente van desapareciendo, lo cual indica su función en gran medida nutritiva (Konar y Oberoi, 1969).

POLINIZACION

Al llegar los estróbilos microsporangiados a la madurez, lo cual toma lugar en la primavera del año siguiente a su formación, comienzan a liberar grandes cantidades de polen cuando son movidos por el viento, especialmente si éste es cálido y seco, para dar principio al fenómeno de la polinización (Dorman y Barber, 1956; Boyer 1966) (Fig. 24).

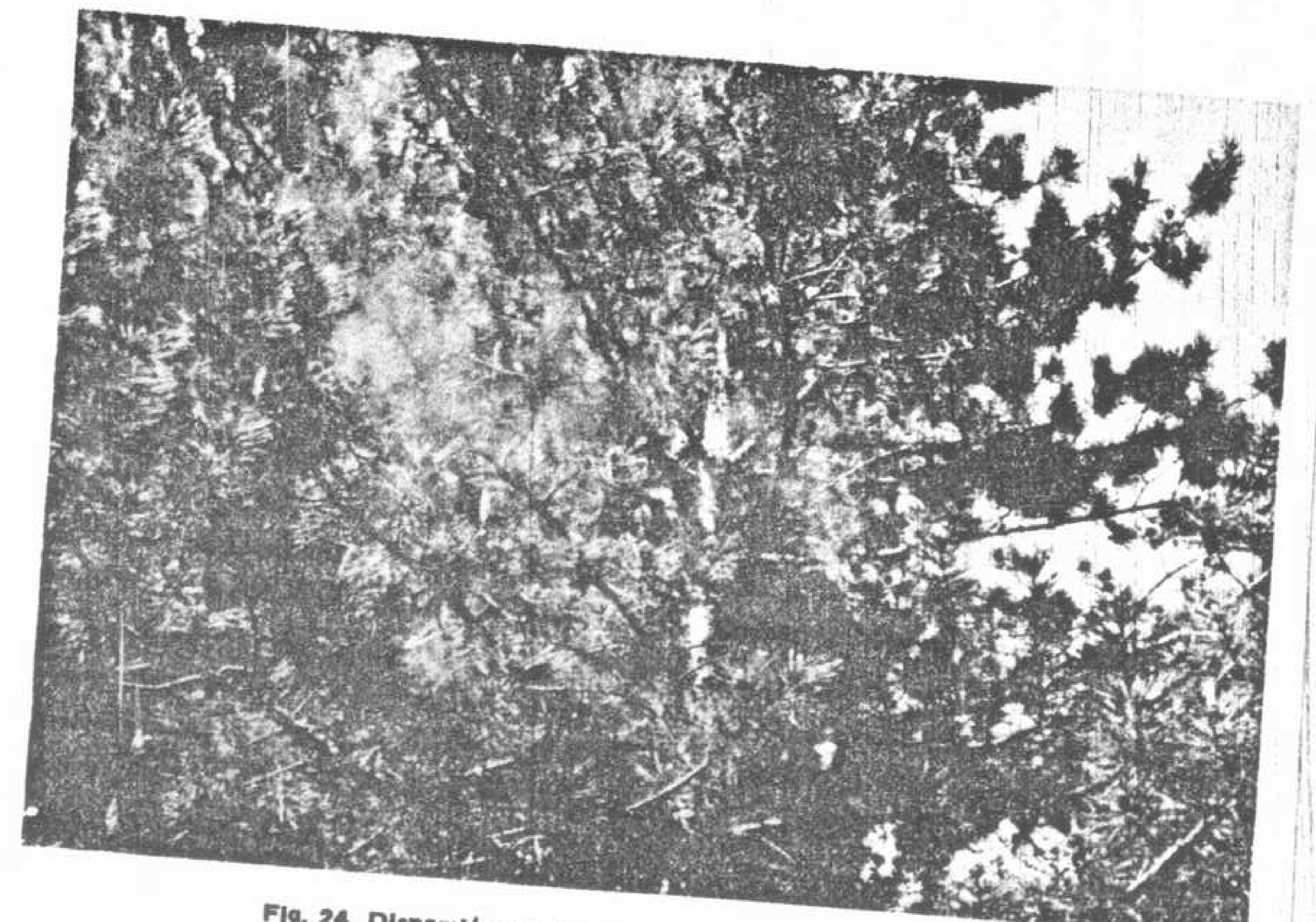


Fig. 24. Dispersión masiva de polen de *Pinus* en el bosque.

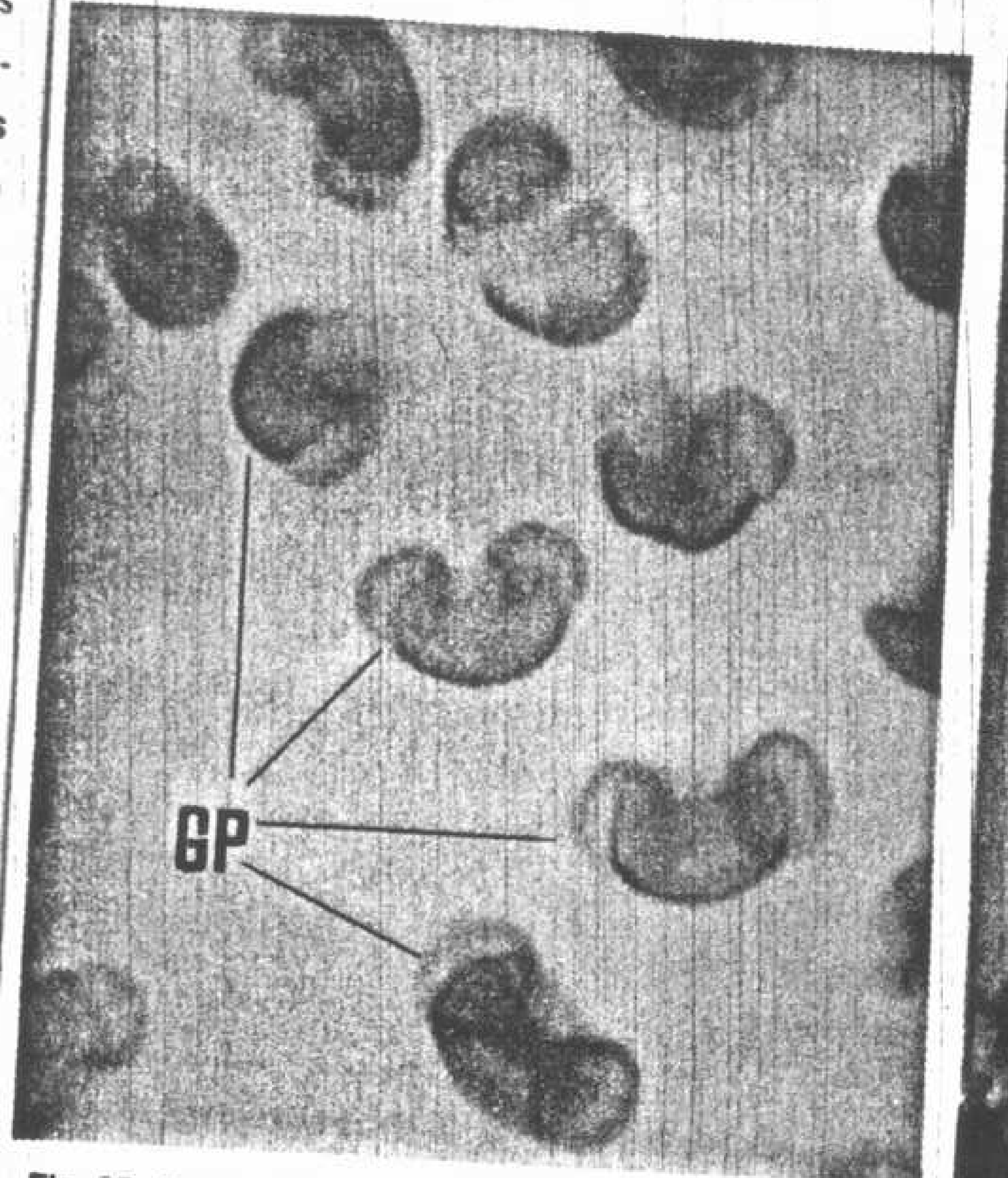


Fig. 25. Granos de polen o microsporas de *Pinus patula* colectados al momento de ser dispersados. 40X.

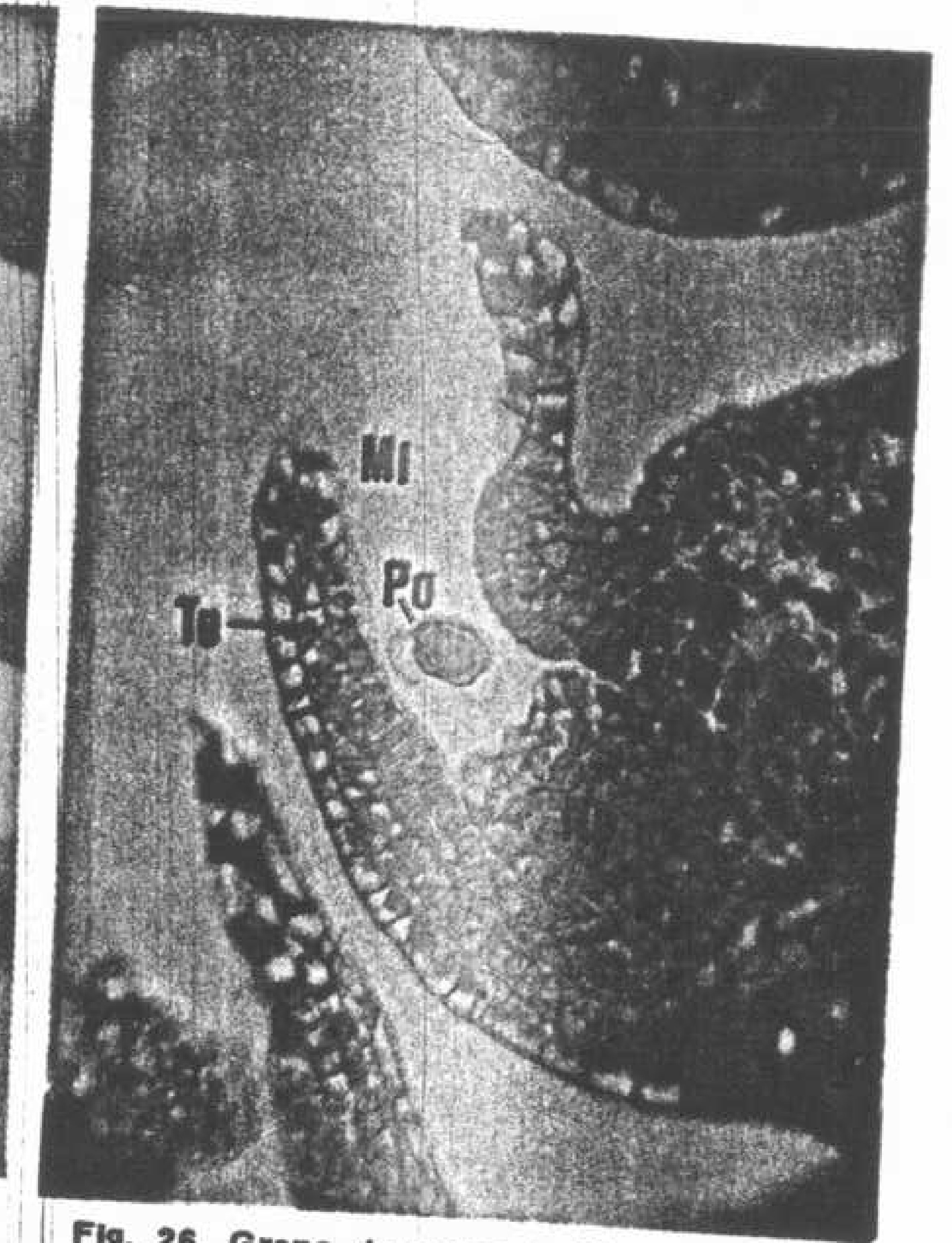


Fig. 26. Grano de polen de *Pinus* entrando al óvulo a través del canal micropilar. 40X. Po, grano de polen; Mi, micrópilo; Te, tegumentos; Nu, nucela.

La polinización como tal, consiste en la transferencia libre y al azar de las microsporas (Fig. 25), hacia los óvulos de la flor (Fig. 26). En los pinos la polinización es cruzada o alógama. Es decir, los granos de polen debido a su pequeño tamaño son rápidamente dispersados por el viento y llevados a las flores de otros árboles, generalmente de la misma especie (Wright, 1953; Dorman, 1976; Niembro, 1980), aunque no se puede excluir la posibilidad de autopolinización, sobre todo en aquellos árboles que crecen aislados (Fowler, 1965; Fechner, 1978).

La autopolinización en las especies alógamas incrementa las frecuencias de homocigosis de genes recesivos, provocando en las progenies serios problemas como albinismo (Fig. 27), depresión en la tasa de crecimiento de las plántulas (Fig. 28), así como la producción de un gran número de semillas vanas o con embriones mal formados (Fig. 29) (Sorensen y Miles, 1974; Johnson, 1976).

La mayoría de las especies de pinos que habitan en nuestro país generalmente se polinizan durante la primavera. Aquellos árboles que crecen en bajas altitudes presentan la tendencia a polinizarse primero que los que crecen en lugares más altos. Aunque es posible encontrar árboles arrojando polen durante los meses de

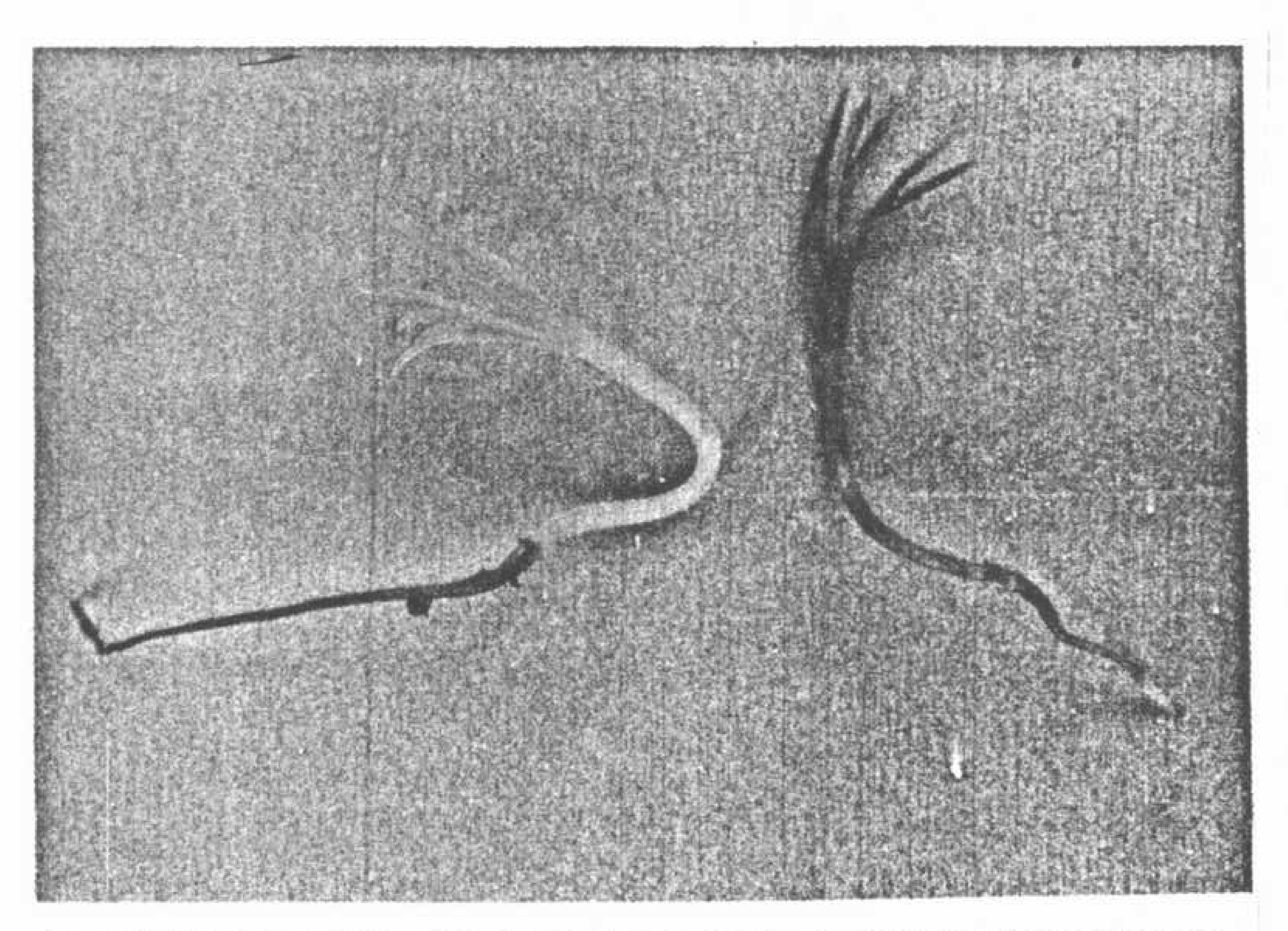


Fig. 27. Plántulas de *Pinus oocarpa* recién germinadas. La plántula de la izquierda presenta albinismo. La plántula de la derecha es normal.

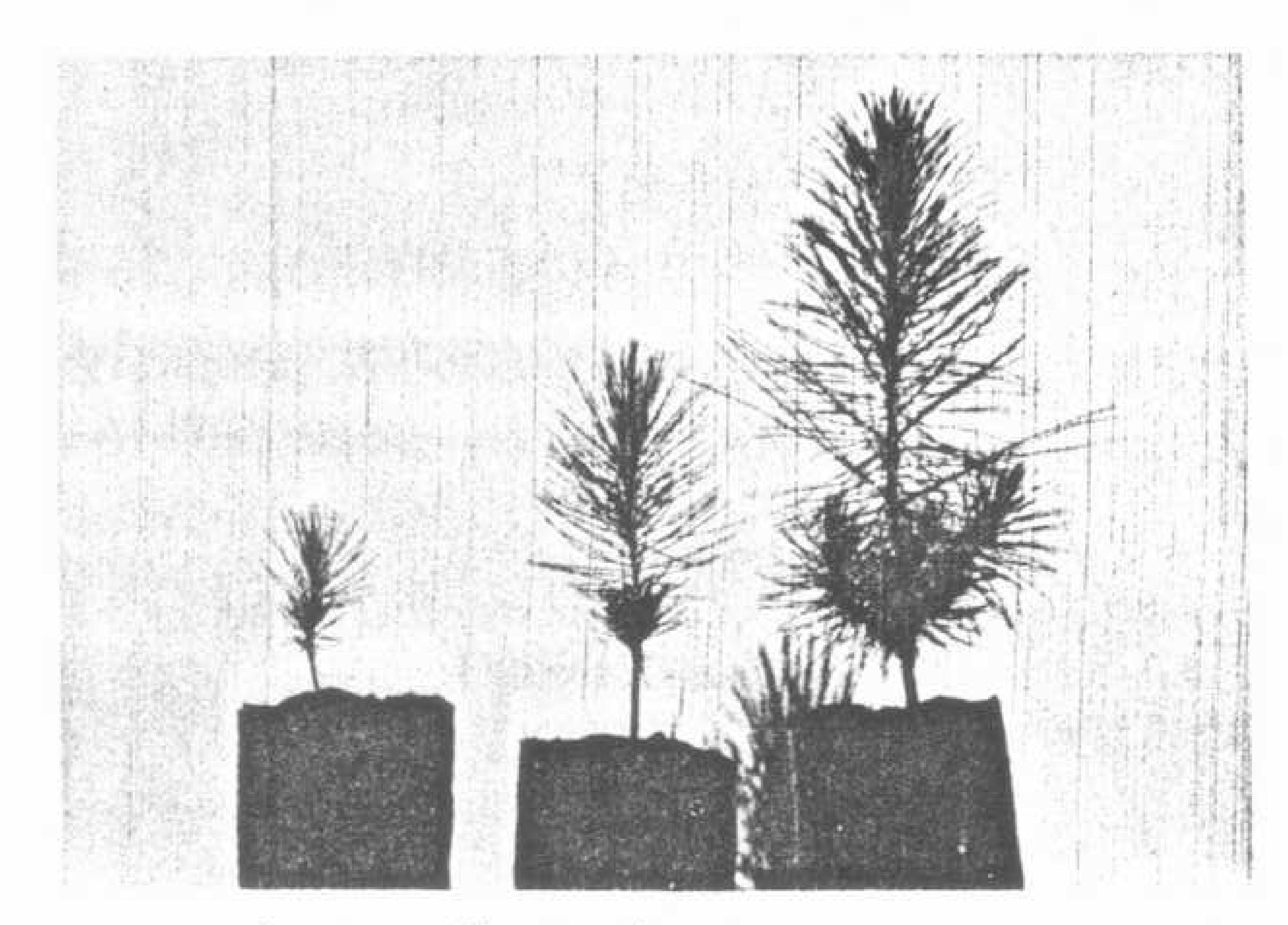


Fig. 28. Plántulas de *Pinus patula* de 11 meses de edad presentando diferente respuesta en su tasa de crecimiento.

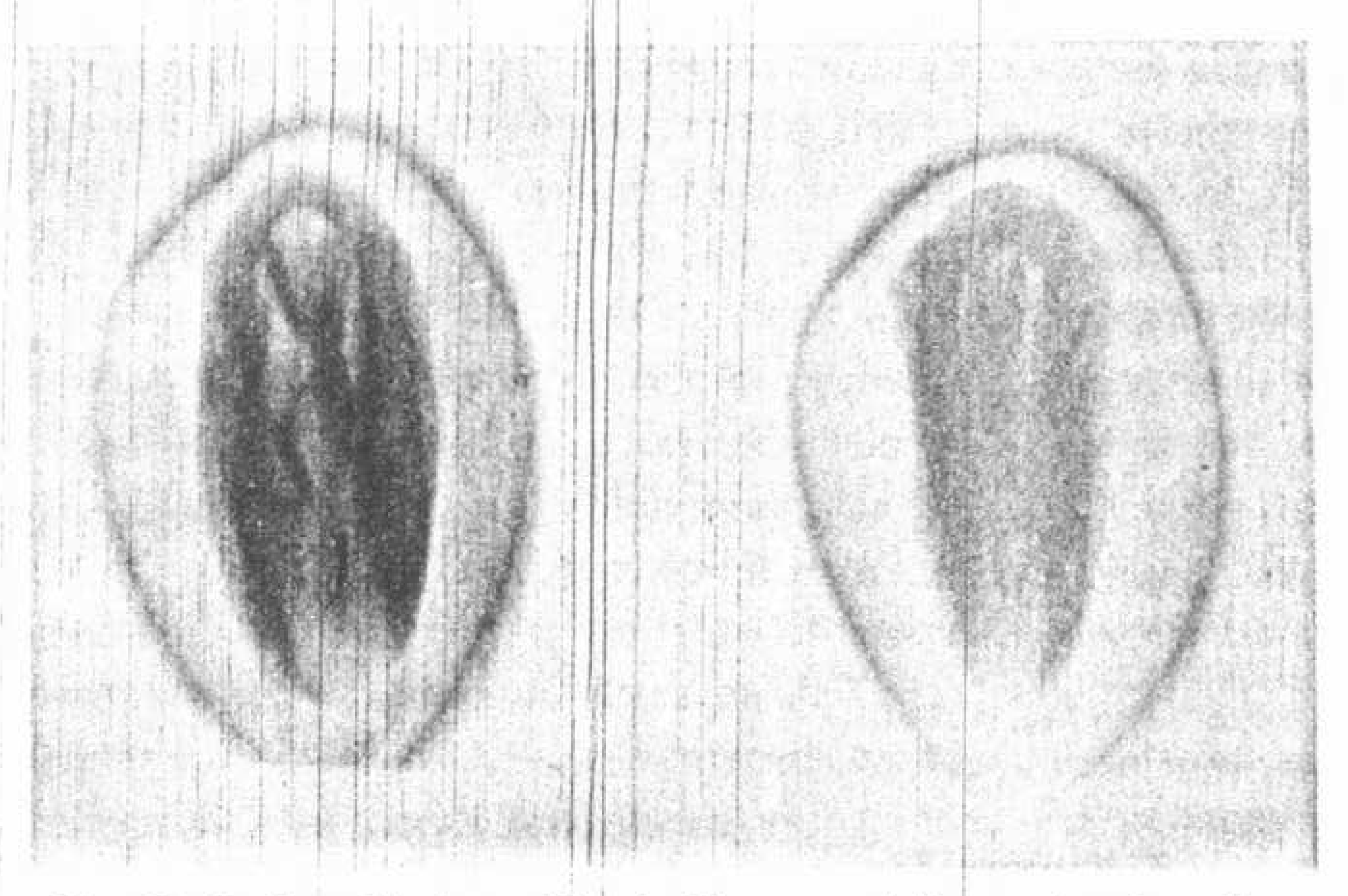


Fig. 29. Radiografía de semillas de *Pinus ayacahuite* mostrando malformación en el desarrollo del embrión.

septiembre y octubre, fuera de la estación en que normalmente ocurre este fenómeno (Little, 1967).

Al tiempo de la polinización los estróbilos megasporangiados alcanzan su máximo grado de receptividad, lo cual se reconoce fácilmente porque las escamas se encuentran erectas y separadas entre sí, con el objeto de facilitar la entrada de los granos de polen (Fig. 10). Al momento de la polinización los óvulos han aumentado de tamaño y aparecen como dos perlas blancas e hinchadas (Fig. 30) (Mirov, 1967; Bramlett y O'Gwynn, 1980).

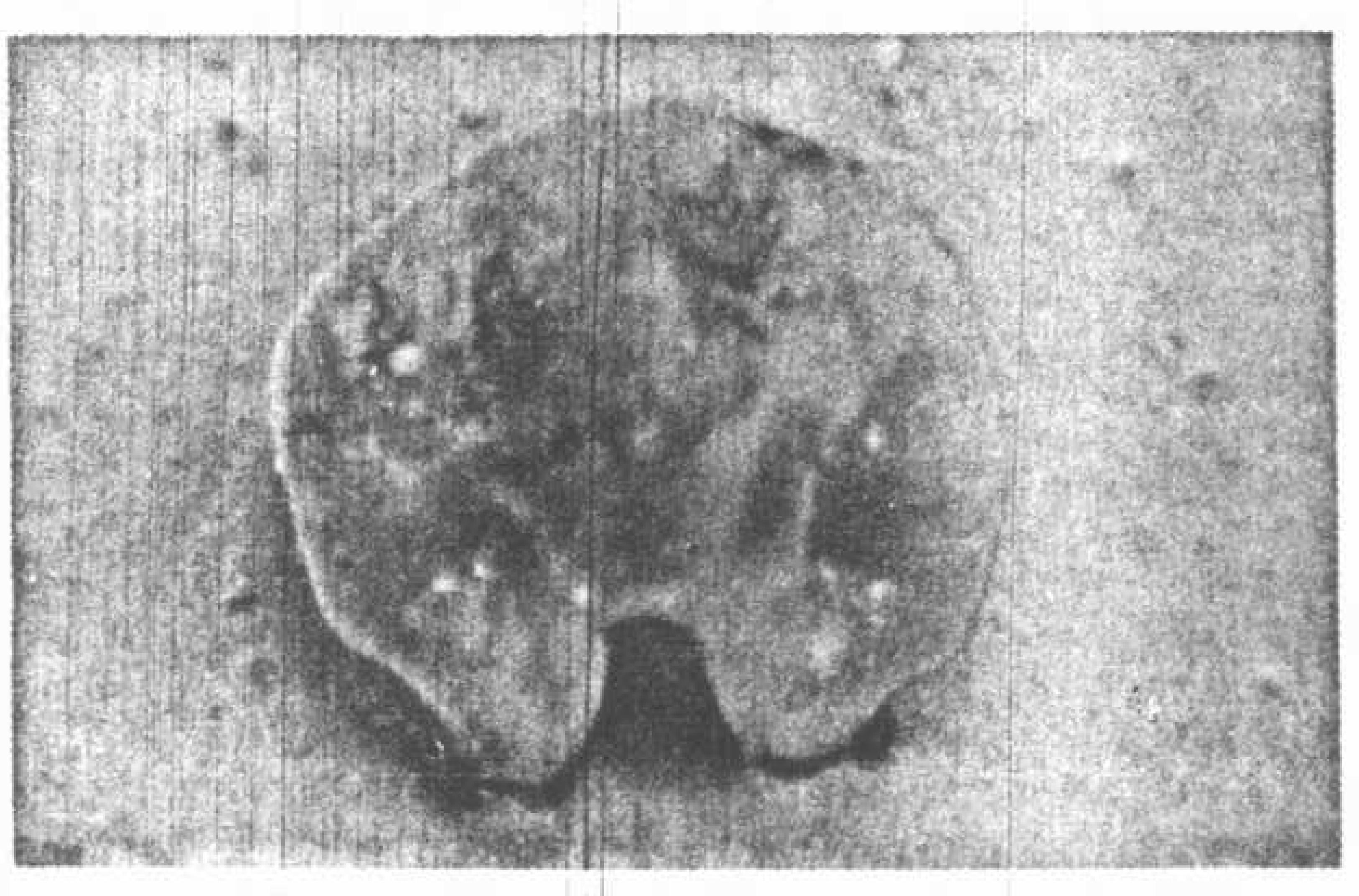


Fig. 30. Ovulos de *Pinus* al momento de la polinización, 1.6X.

Este estado de receptividad por lo general dura de 1 a 3 días, al cabo de los cuales las escamas se cierran como resultado de su crecimiento, impidiendo con ello la entrada de nuevos granos de polen (Holman y Robbins, 1939; Patiño, 1975) (Fig. 31). Los conillos masculinos una vez que han liberado el polen se marchitan y caen (Martínez, 1948) (Fig. 32).

Los granos de polen que llegan al conillo, al principio se adhieren a las proyecciones que en forma de cuernos presentan en ese momento los tegumentos del óvulo, cuya función es ligeramente parecida al del estigma en las angiospermas (Doyle y O'Leary, 1935). Posteriormente los óvulos secretan un fluido muscilaginoso que llena y sale a través del canal micropilar, extendiéndose como una película sobre los tegumentos. Dicha sustancia es producida por la degeneración de las células superficiales de la nucela que se encuentran en las proximidades del extremo micropilar. La función principal de este fluido, es el favorecer la adherencia de los granos de polen que llegan a la flor, e introducirlos posteriormente hacia el interior del óvulo (McWilliam, 1958).

La secreción de la gota de polinización como también se le llama a esa sustancia, generalmente se lleva a cabo durante la noche, disminuyendo gradualmente su presencia al llegar el día (Konar y Oberoi, 1969). Hasta donde se ha investigado, la

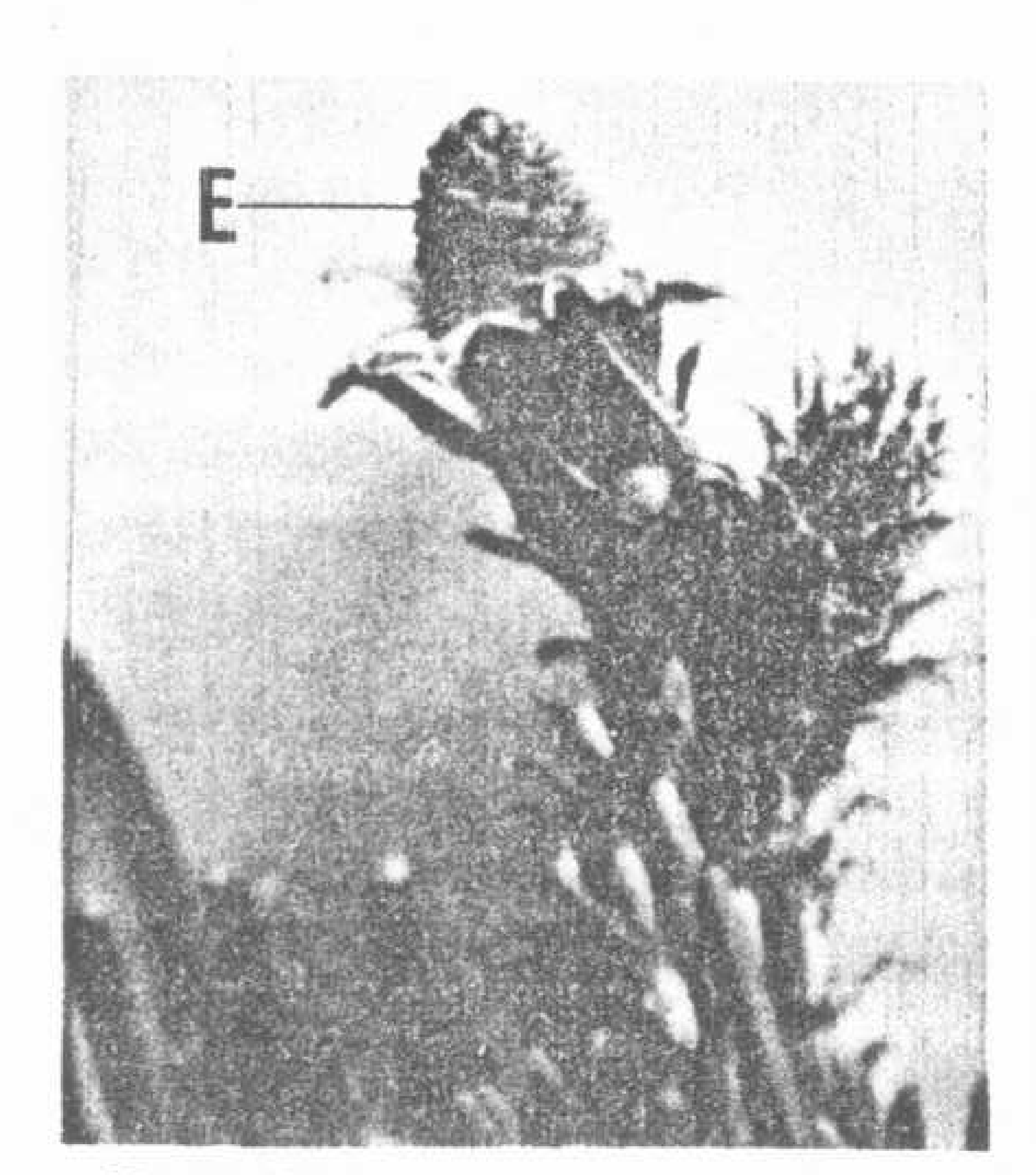


Fig. 31. Estróbilo megasporangiado de *Pinus* después de que fue polinizado. E, escama.

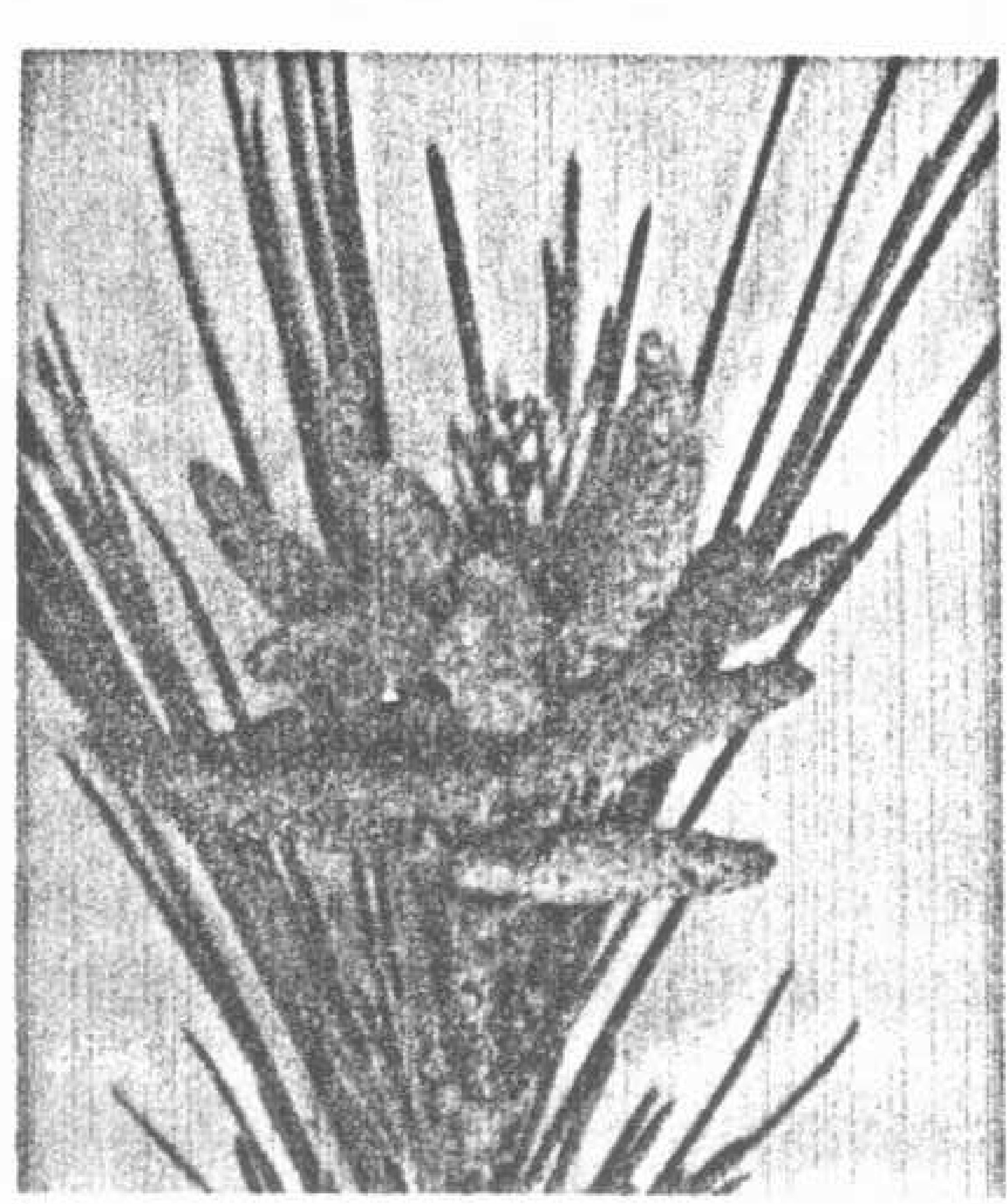


Fig. 32. Estróbilos microsporangiados de *Pinus* después de haber liberado el polen.

gota de polinización nada tiene que ver con la germinación de los granos de polen (Echols y Mergen, 1956). Lo anteriormente dicho indica que su presencia sólo se debe a un fenómeno temporal y no como un medio para la germinación (McWilliam, 1959).

Cuando las escamas del conillo se han cerrado, la gota de polinización se va reabsorbiendo a través del canal micropilar, llevando consigo a los granos de polen que quedaron atrapados. Una vez que la gota de polinización se terminó de reabsorber completamente, los granos de polen quedan adheridos a la superficie de la nucela (McWilliam, 1960). Mientras tanto los óvulos que no fueron polinizados abortan al poco tiempo después (Fig. 33 a) (Sweet, 1975; Bramlett, 1977).

La gran mayoría de los granos de polen que han entrado a la cámara polínica comienzan a germinar unos cuantos días después, especialmente si la temperatura del óvulo oscila entre los 30 y 32 grados centígrados (McWilliam, 1959), pero únicamente unos cuantos sobreviven y emiten completamente su tubo polínico (Stockwell, 1939).

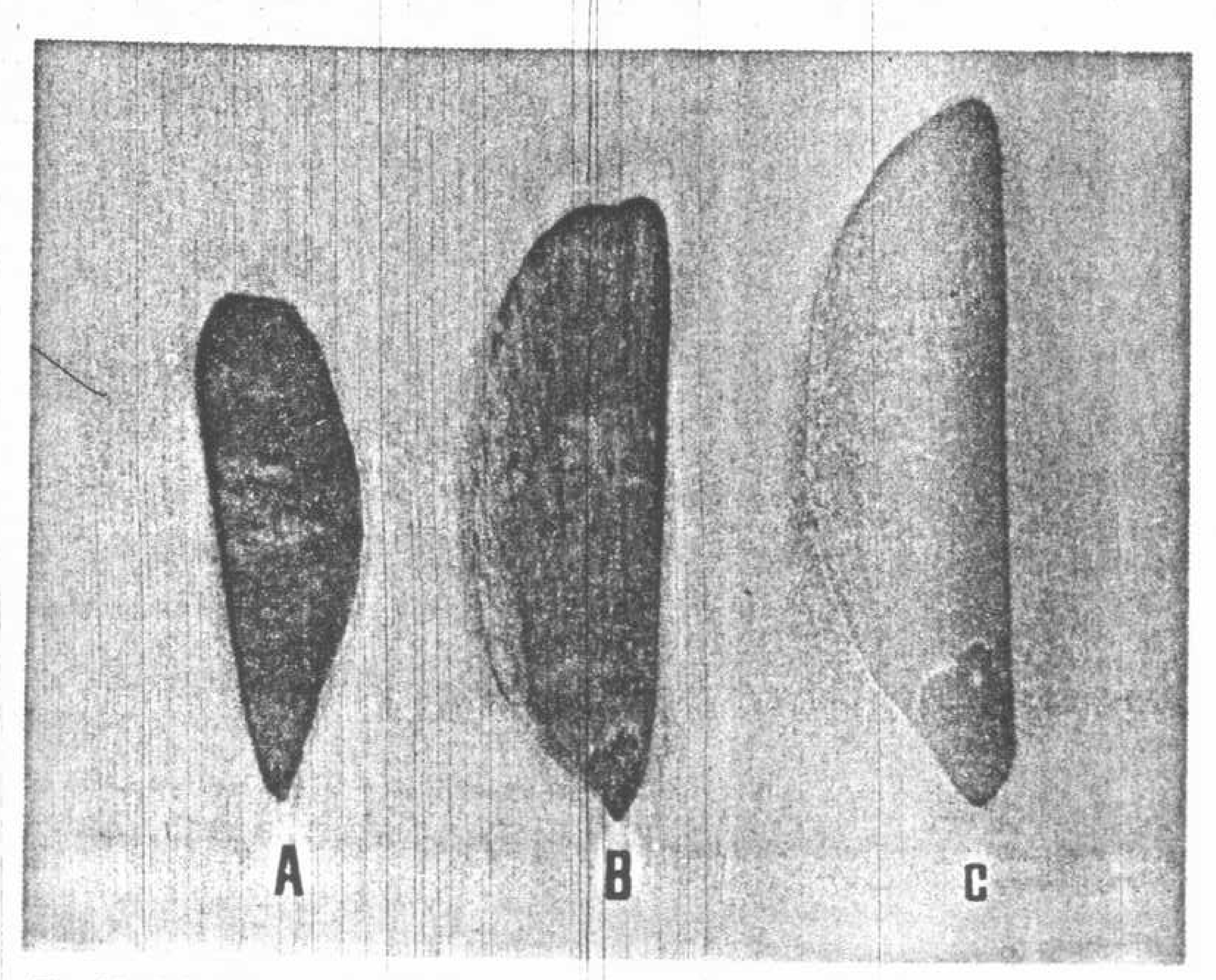


Fig. 33. Diferentes grados de desarrollo de las semillas de *Pinus oocarpa*. A, semilla abortada al primer año. B, semilla abortada al segundo año. C, semilla normal.

Después de la germinación del grano de polen, el tubo polínico se dirige hacia el ápice de la nucela. El crecimiento del tubo polínico toma lugar en la obscuridad y posiblemente bajo condiciones de baja concentración de oxígeno, debido a que el canal micropilar se cierra después de la polinización (McWilliam, 1960).

Durante los 11 meses posteriores a la polinización, el gametofito masculino (grano de polen), crece muy lentamente. Cada grano de polen normal produce un tubo polínico muy corto, el cual por lo general se ramifica al penetrar el ápice de la nucela (Fig. 34). Al llegar el invierno el tubo polínico suspende su crecimiento para reanudarlo en la primavera del año siguiente (Holman y Robbins, 1939).

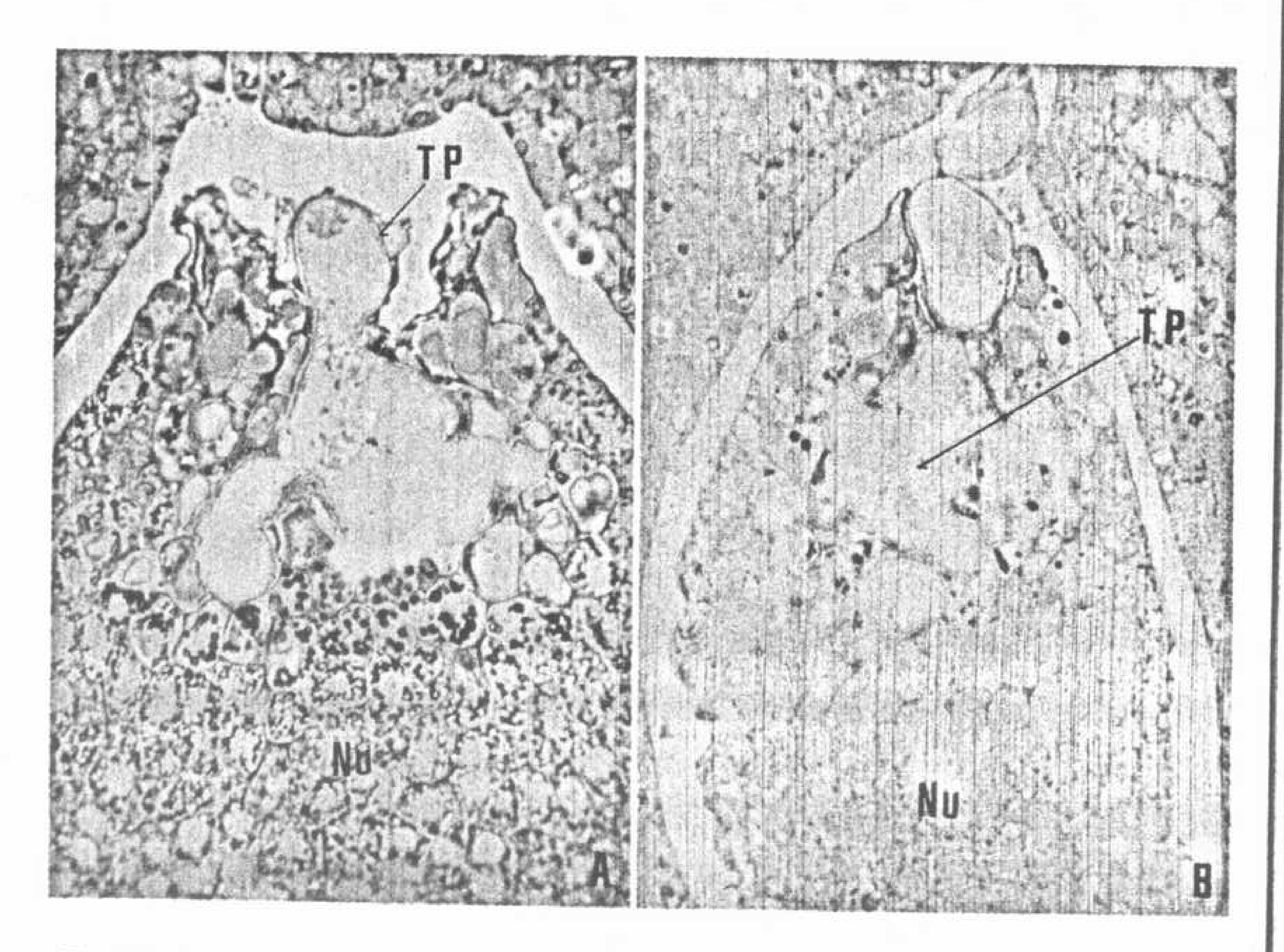


Fig. 34. A y B, diferentes fases de la penetración del tubo polínico en la nucela. Nótese la forma ramificada del tubo polínico y las características de las células adyacentes a dicho tubo, las cuales están siendo solubilizadas por el complejo enzimático del grano de polen.

FERTILIZACION

Al llegar la primavera del año siguiente a la polinización, los pequeños conillos han aumentado de tamaño. Las megasporofilas anteriormente suaves y carnosas, han endurecido y engrosado. Su color ha cambiado del púrpura que tenían al momento de la polinización al verde o café claro (Fig. 35). En su interior los óvulos han aumentado de tamaño a consecuencia del crecimiento y desarrollo del gametofito femenino, encontrándose listos para ser fertilizados (Fig. 36).

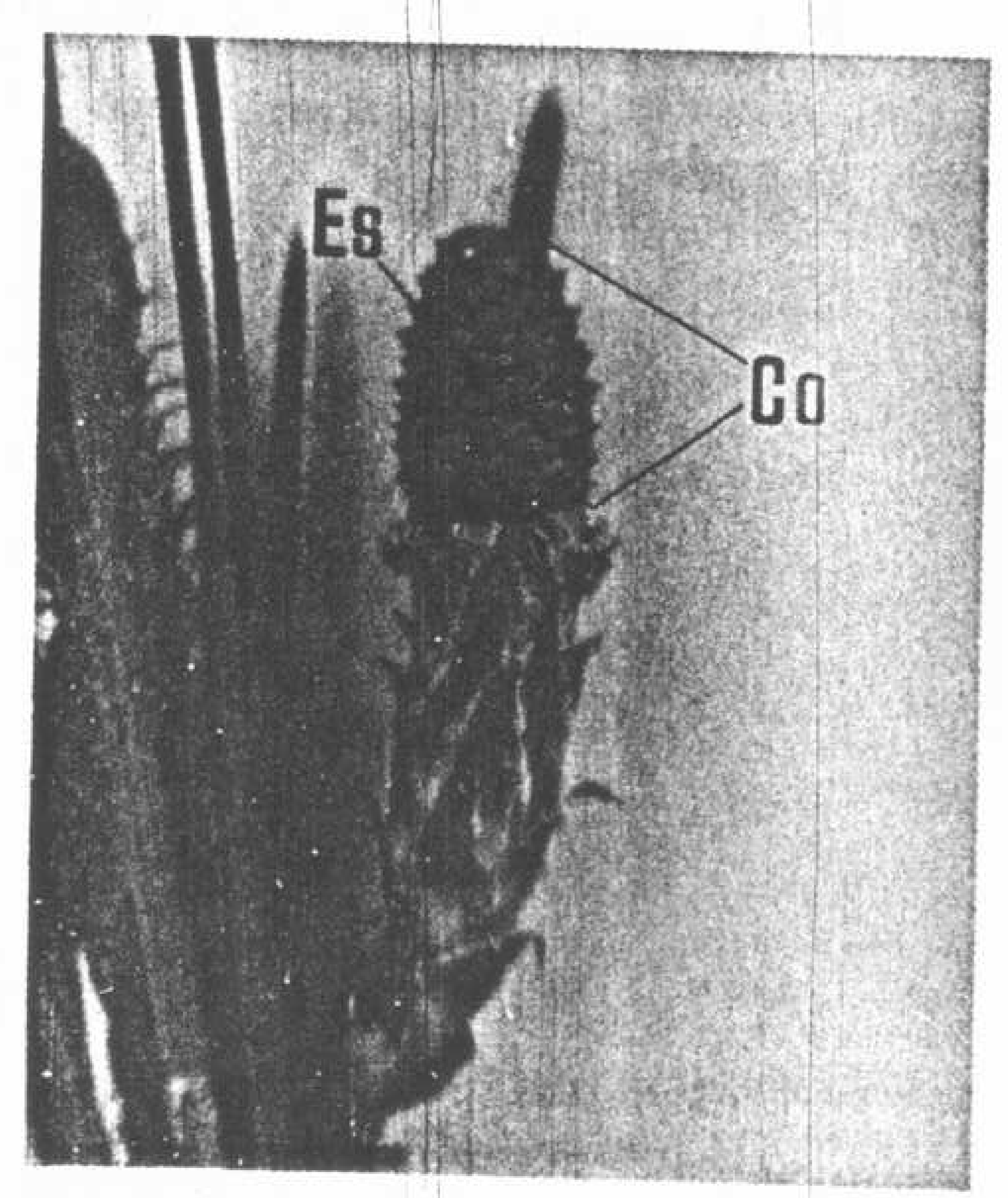


Fig. 35. Conillo de *Pinus* al momento de la fertilización. Es, escama; Co, conillo.

El tubo polínico lentamente sale de su letargo invernal y reinicia su crecimiento a través de las células de la nucela, liberando a su paso una serie de enzimas que van solubilizando y metabolizando las paredes celulares del tejido nucelar, con objeto de facilitar su paso hacia el gametofito femenino y finalmente hacia el arquegonio (Fig. 34). Gran parte de las células de la nucela que han sido solubilizadas sirven como alimento a los granos de polen, cuyas reservas endógenas se han vuelto insufi-

cientes para mantener en actividad el posterior crecimiento del tubo polínico. Por ese motivo la habilidad del gametofito masculino (grano de polen) para metabolizar y asimilar las reservas alimenticias contenidas en el tejido nucelar, es un factor decisivo para su supervivencia y desarrollo (McWilliam, 1960).

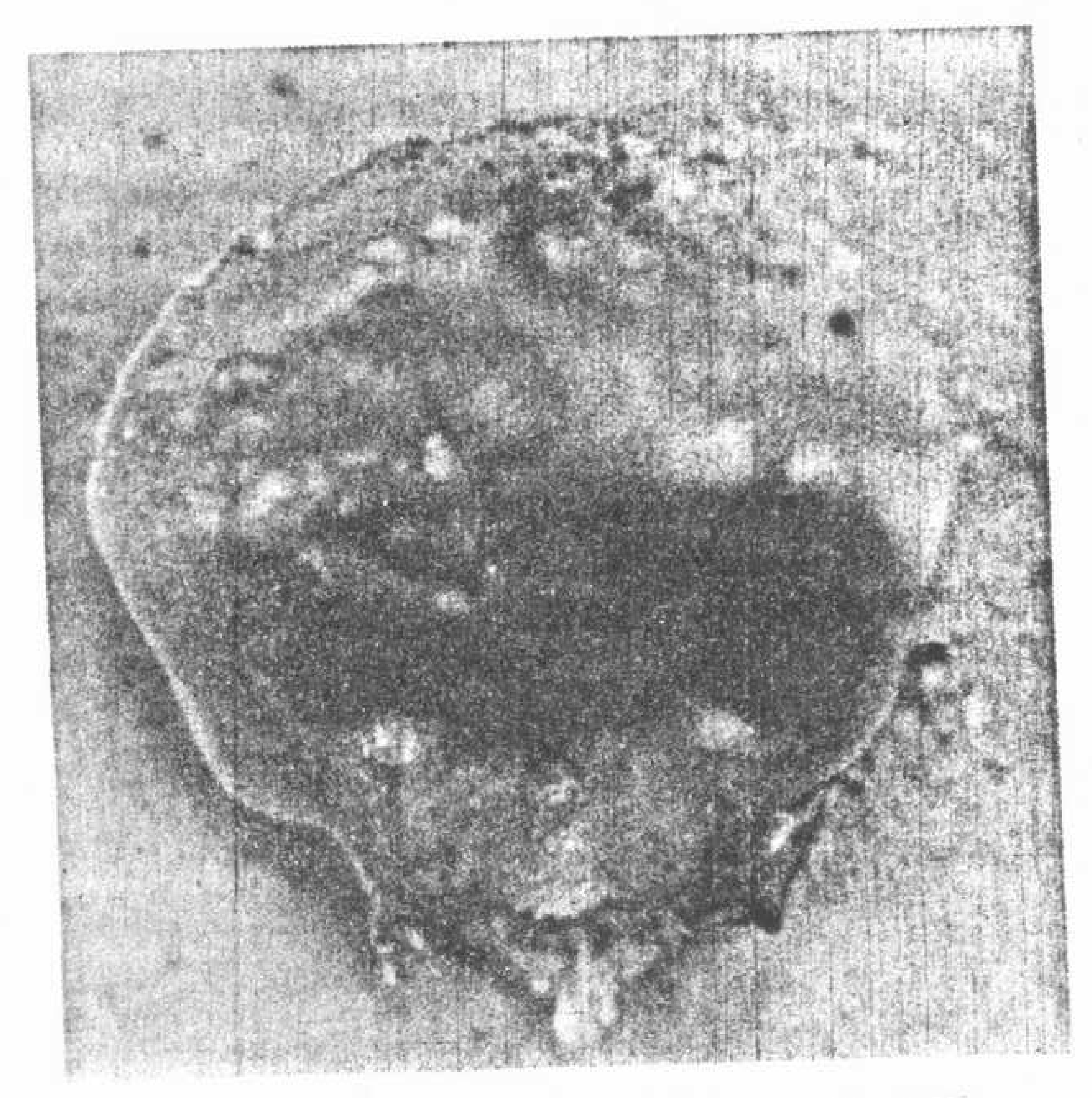


Fig. 36. Ovulos de *Pinus* al momento de la fertilización, 1.6X.

Aproximadamente unas 2 ó 3 semanas antes de que tome lugar la fertilización el tubo polínico activa su crecimiento y desarrollo penetrando rápidamente a través del tejido nucelar. Durante este tiempo el núcleo de la célula vegetativa se mueve hacia el centro del tubo polínico y la célula generadora se divide, si es que no lo ha hecho antes, para dar origen a la célula del pedicelo y a la célula del cuerpo (Fig. 15 f).

La célula del cuerpo se divide nuevamente y forma dos gametos masculinos de diferente tamaño, los cuales son soltados hacia el interior del tubo polínico (Cronquist, 1974; Foster y Gifford, 1974) (Fig. 15 g).

A mediados de la primavera la punta del tubo polínico ha penetrado entre las células del cuello del arquegonio. Poco tiempo después, la punta se rompe y descarga en el citoplasma del arquegonio a los cuatro núcleos. La fertilización toma lugar cuando el gameto masculino mayor se fusiona con la oosfera (Mc William y Mergen, 1958) (Fig. 37).

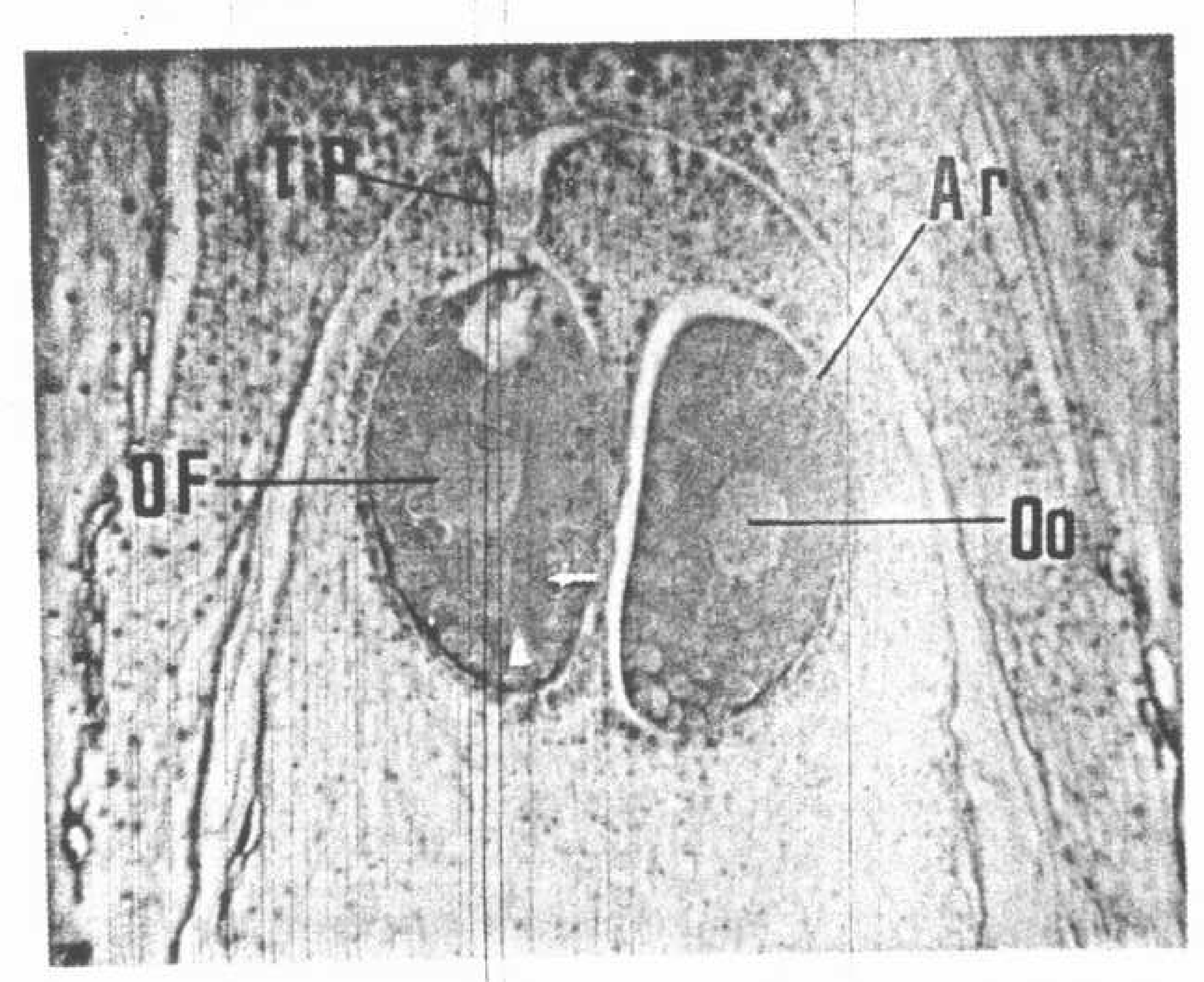


Fig. 37. Fertilización en *Pinus*. El arquegonio de la izquierda ha sido fertilizado, el de la derecha aún no. 10X. TP, tubo polínico; Ar, arquegonio; Oo, oosfera; OF, oosfera fertilizada.

Tiempo después los tres núcleos restantes se desorganizan y una gran parte de sus componentes se transforman en alimento para el posterior crecimiento del cigoto (Holman y Robbins, 1939). La formación del cigoto significa el inicio de una nueva generación esporofítica (Mirov, 1967). Los óvulos que no fueron fertilizados abortan al poco tiempo después (Fig. 33 b), especialmente aquellos óvulos rudimentarios localizados en los extremos del cono (Lyons, 1956).

Los cambios morfológicos más sobresalientes que han tomado lugar en el conillo megasporangiado a partir del tiempo en que emergen de las yemas, hasta el momento de la fertilización se resumen en la figura 38.

Fig. 38. Principales cambios morfológicos que toman lugar en el conillo a partir del momento en que emergen de las yemas, hasta el momento de la fertilización. a, conillo muy joven; b, conillo listo para ser polinizado; c, conillo después de la polinización; d, conillo al tiempo de la fertilización.

EMBRIOGENESIS Y DESARROLLO DE LA SEMILLA

Después de la fertilización los óvulos que fueron fecundados comienzan a aumentar de tamaño a consecuencia del crecimiento y desarrollo del embrión (Fig. 39). Los óvulos que no fueron fertilizados abortan al poco tiempo después (Fig. 40).

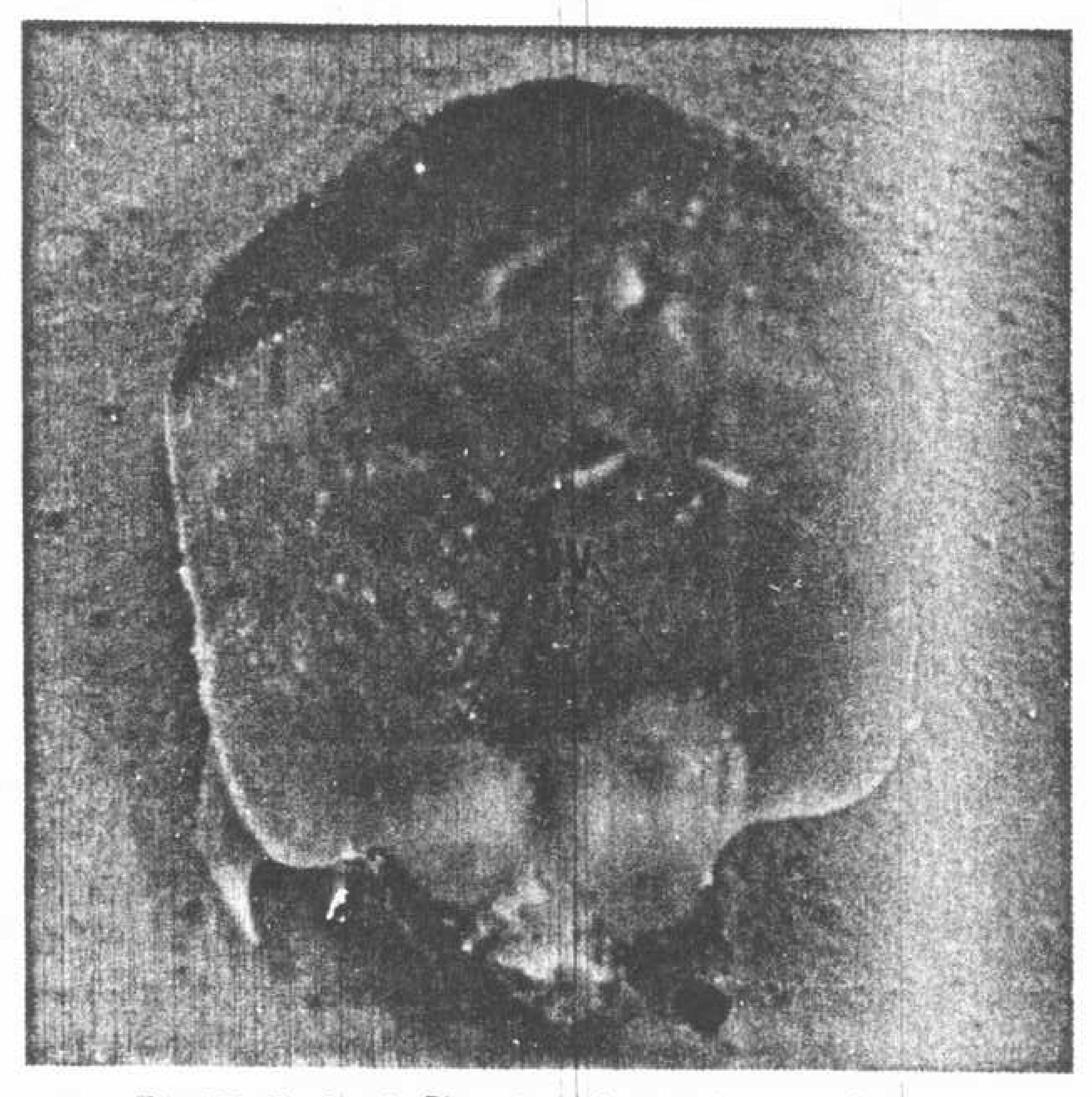


Fig. 39. Ovulos de *Pinus* después de la fertilización, 1X.

El desarrollo del embrión se inicia con la fertilización de la oosfera por el mayor de los gametos procedentes del grano de polen (Fig. 41 a). Después de la singamia, el cigoto contiene dos juegos diferentes de cromosomas haploidés, uno paterno y otro materno (Fig. 41 b). Estos dos juegos de cromosomas rápidamente se ordenan en la región ecuatorial del cigoto por medio de un huso común (Fig. 41 c). Posteriormente toma lugar la primera división del cigoto produciéndose dos núcleos, los cuales rápidamente se vuelven a dividir para dar origen a cuatro núcleos libres en el centro del arquegonio (Beal, 1934) (Fig. 41 d).

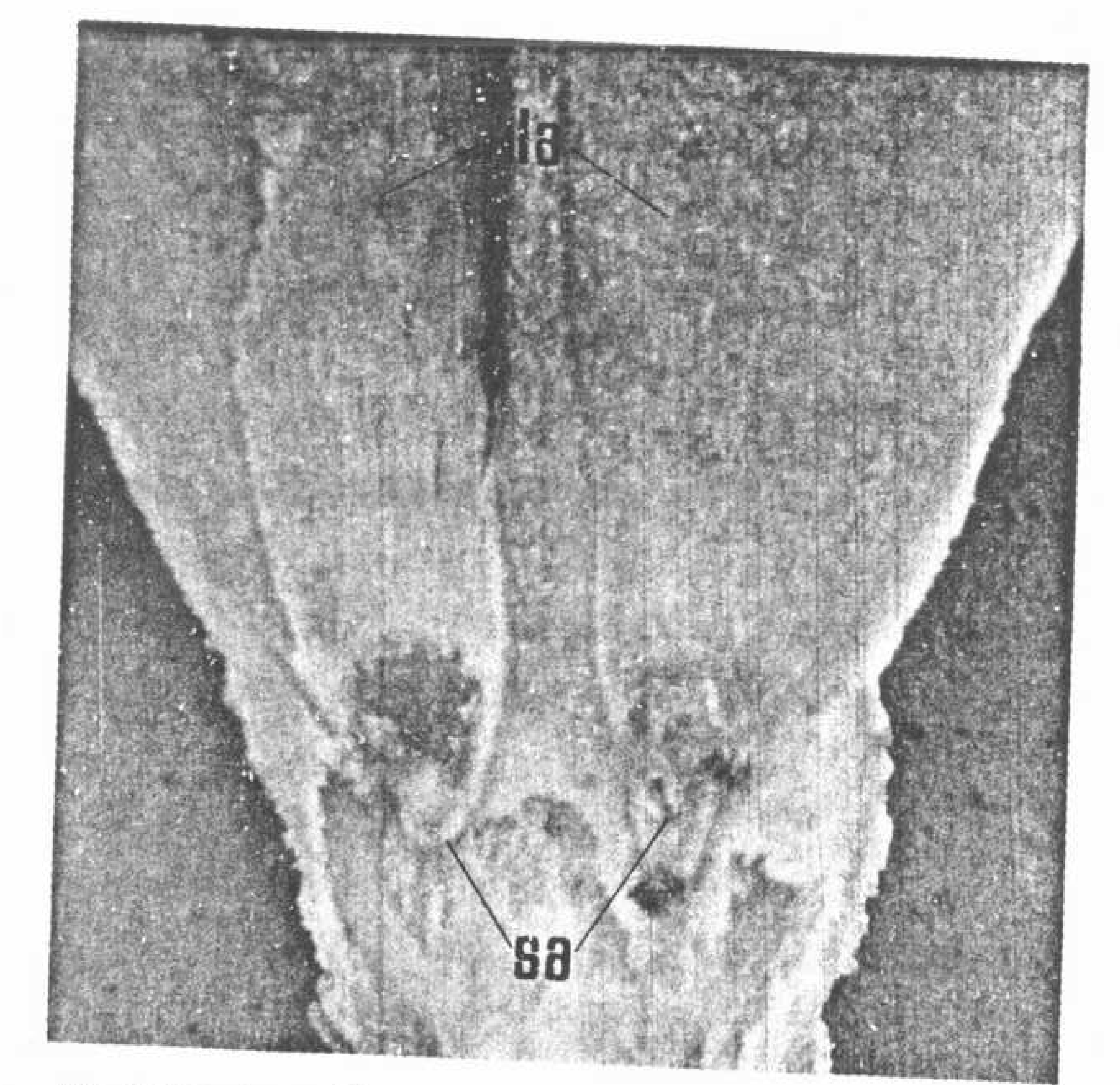


Fig. 40. Ovulos de *Pinus* que abortaron después de la fertilización 63X. sa, semillas abortadas.

Estos cuatro núcleos representan el número máximo de núcleos libres que se forman en el género *Pinus* después de la fertilización (Foster y Gifford, 1974).

Rápidamente después de su formación los cuatro núcleos se dirigen hacia la parte inferior del arquegonio (Fig. 42), donde toma lugar una tercera división, a partir de la cual se forman 8 núcleos (Fig. 41 e, f).

Inmediatamente después a su formación toma lugar el desarrollo de dos paredes celulares que los dividen entre sí (Holman y Robbins, 1939). La primera de las paredes que se forman es transversa al eje longitudinal del arquegonio y separa a los 8 núcleos en dos hileras. Posteriormente se forma la otra pared en sentido vertical, la cual separa a los 8 núcleos en cuatro hileras.

En este momento el proembrión se encuentra constituido por una hilera inferior de cuatro células rodeadas completamente por sus paredes celulares. Los núcleos de la hilera superior del proembrión carecen de paredes celulares adyacentes al citoplasma del arquegonio. Tiempo después toman lugar dos divisiones sucesivas en los núcleos de la hilera superior, seguidas de la formación de sus respectivas

Fig. 41. Representación esquemática de los primeros estadios del desarrollo del embrión en *Pinus*. ar, arquegonio; o, oosfera, gm, gametos masculinos; c, cromosomas; zi, cigoto; pe, proembrión; r, células de roseta; s, células del suspensor; pte, primer tubo embrional; ste, segundo tubo embrional; a, células apicales; e, embrión.

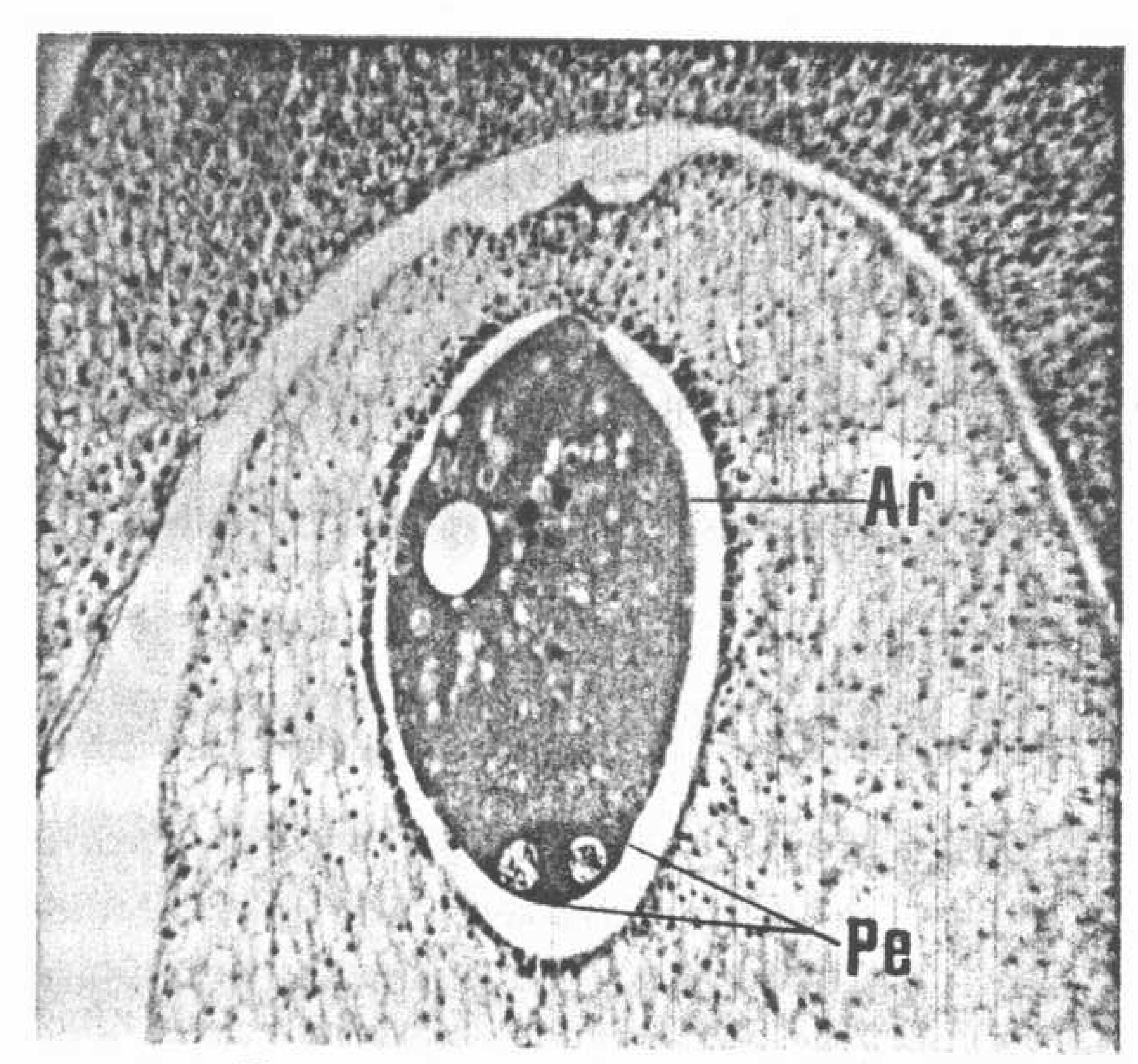


Fig. 42. Proembrión de *Pinus* con los núcleos libres en la parte inferior del arquegonio, 10X. Pe, proembrión; Ar; arquegonio.

paredes celulares. En este momento el proembrión se encuentra formado por 16 células colocadas en cuatro hileras superpuestas (Fig. 41 g, h).

Para entender claramente el proceso de la poliembrionía en el género *Pinus,* es esencial conocer el posterior desarrollo de las 16 células que constituyen al proembrión. La hilera de cuatro células localizada en la parte superior del proembrión es una hilera que se encuentra en comunicación abierta con el citoplasma del arquegonio y posiblemente tiene como función transportar hacia la parte inferior del proembrión sustancias alimenticias procedentes del arquegonio. Estas cuatro células rápidamente se desintegran, por lo que su función dura poco tiempo (Foster y Gifford, 1974).

La siguiente hilera comprende a un grupo de células llamadas *células de roseta,* las cuales durante las primeras etapas de la embriogénesis originan a cuatro pequeños embriones, los cuales abortan al poco tiempo después de haber sido formados (Buchholz, 1918).

El aspecto más relevante de la poliembrionía en el género *Pinus,* es el resultado de la separación de las células de la hilera inferior del proembrión en cuatro embriones filamentosos (Fig. 41 j). Poco tiempo antes de la formación de los cuatro

embriones procedentes de las células de roseta, las células de la hilera inferior del proembrión adyacentes a las células de roseta, se elongan unas 10 ó 12 veces respecto a su tamaño original (Fig. 41 i). Estas células reciben el nombre de *células del suspensor* y su función debido a su vigorosa extensión, es la de ir forzando a las células de la región basal del proembrión a introducirse en el tejido del gametofito femenino (Holman y Robbins, 1939) (Fig. 43).

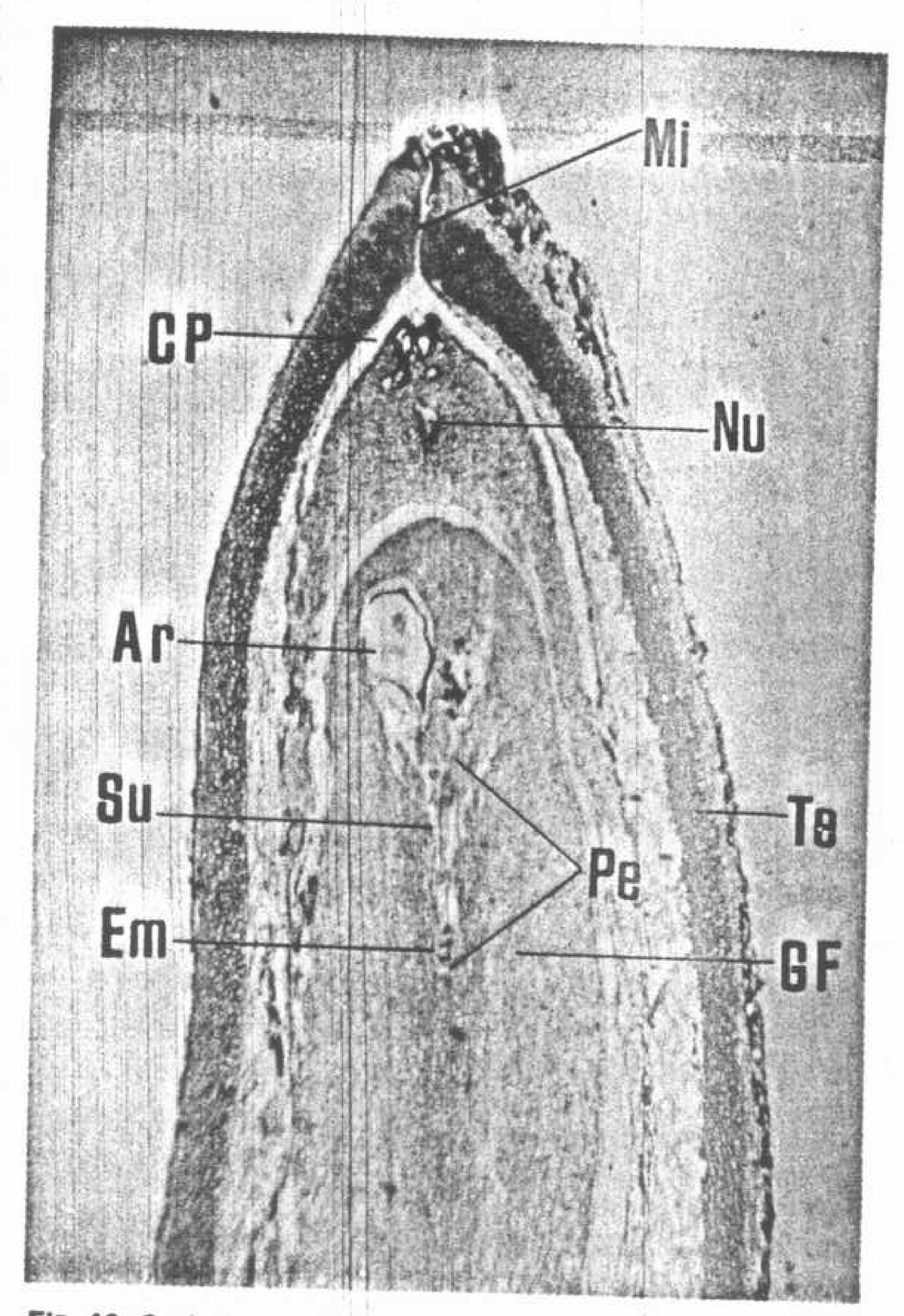


Fig. 43. Corte longitudinal de un óvulo de *Pinus* mostrando las primeras etapas del desarrollo del embrión, .4X. Pe, proembrión; Su, suspensor; Em, embrión; Ar, arquegonio; Te, tegumentos; GF, gametofito femenino; Nu, nucela; Mi, micrópilo CP. cámara polínica.

Buchholz (1918) en su trabajo sobre la formación del embrión en *Pinus*, menciona la formación de una cavidad en el tejido del gametofito femenino, dentro de la cual se va desarrollando el sistema de embriones procedentes de la hilera de células de la región basal del proembrión.

Durante las etapas iniciales de la elongación de las células del suspensor, las células embrionarias del proembrión se dividen para dar origen a una serie de células adicionales llamadas *tubos embrionales*, las cuales rápidamente se elongan con la finalidad de ayudar a las células del suspensor a introducir al pequeño embrión hacia el interior del gametofito femenino (Fig. 41 k).

Después de la formación de la primera serie de tubos embrionales, el extremo apical del embrión se divide para dar origen a cuatro hileras verticales de células. Cada hilera está formada por una célula apical, las células del embrión, dos o más tubos embrionales y una célula del suspensor. Una vez que el sistema de embriones se ha dividido completamente, se manifiesta entre ellos una intensa competencia, la cual trae por resultado que el más agresivo de los cuatro embriones se coloque al frente de los demás miembros del grupo, para continuar con su crecimiento y desarrollo (Fig. 44 a, b, c), hasta constituirse en el embrión de la semilla madura. Los embriones restantes generalmente abortan y no pueden ser detectados en la semilla cuando ésta llega a la madurez (Foster y Gifford, 1974) (Fig. 44 d).

El proembrión en *Pinus* teóricamente está capacitado para producir 8 embriones, cuatro derivados de las células de roseta y cuatro a partir del proceso de división anteriormente mencionado (Toumey, 1923). Si los seis arquegonios que como máximo puede llegar a tener el gametofito femenino en los pinos llegasen a ser fertilizados, se formarían en el óvulo 48 embriones (Mirov, 1967). Obviamente este número de embriones nunca se llega a presentar en la semilla madura. Los sistemas de embriones resultantes compiten entre sí llegando a formar en la semilla madura un embrión u ocasionalmente dos (Berlyn, 1962).

La presencia de semillas con dos embriones ha sido reportada en *Pinus caribaea, P. echinata, P. taeda* (Nelson, 1941), *P. lambertiana* (Jacobs, 1924), *P. thumbergii, P. torreyana, P. sabiniana, P. jeffreyi, P. monticola, P. muricata* (Johnstone, 1936), *P. strobus, P. ponderosa, P. resinosa, P. banksiana, P. sondereggeri* (Gravatt, *et al.* 1940), *P. cembra* (Berlyn, 1962).

Los trabajos de Buchholz (1946) han demostrado que la poliembrionía en *Pinus*, es un fenómeno que se presenta en un bajo porcentaje. Por ejemplo, Gravatt, *et al* (1940) en un ensayo encontraron en *P. ponderosa* tres semillas con dos embriones dentro de un lote de 1,598 semillas. Para *P. resinosa* se encontró una semilla con dos embriones en un lote de 8,500 semillas y para *P. strobus* una semilla con dos embriones en un lote de 6,452 semillas.

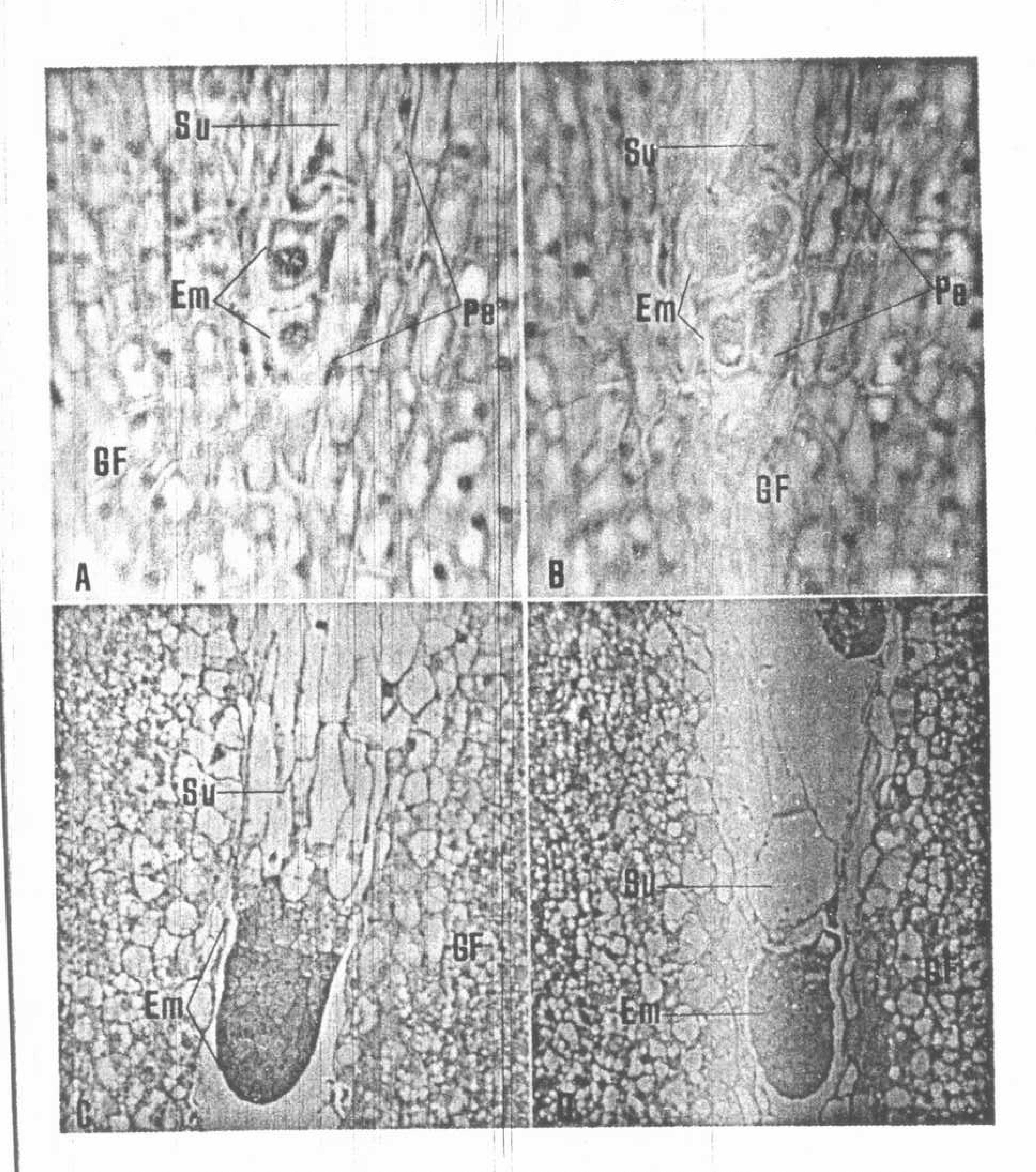


Fig. 44. A, B y C, diferentes etapas del desarrollo del embrión en *Pinus*. D, embrión que abortó durante las primeras etapas de su desarrollo. Pe, proembrión; Em, embrión; Su, suspensor; GF, gametofito femenino.

Por lo general cuando se presenta poliembrionía, sólo uno de los embriones se llega a desarrollar bajo condiciones normales es decir *in vivo.* El otro embrión presenta dificultades para hacerlo y en la mayoría de los casos muere al poco tiempo después de la germinación (Clare y Johnstone, 1931; Johnstone, 1940). Los trabajos de Berlyn (1962) han demostrado la posibilidad de conservar *in vitro* a los embriones procedentes de una sola semilla.

A medida de que el tiempo transcurre el embrión va creciendo y desarrollándose en el interior del gametófito femenino. Las etapas finales de la histogénesis generalmente comprenden la diferenciación de las zonas meristemáticas, la diferenciación del tejido provascular y la diferenciación de los cotiledones (Spurr, 1949). (Fig. 45).

Finalmente cuando el embrión ha completado su desarrollo, lo cual toma lugar aproximadamente unos 7 u 8 meses después de la fertilización, se encuentra formado por un verticilio de cotiledones, cuyo número varía notablemente entre y dentro de la especie (Tabla No. 1). Consiste además de un pequeño tallo llamado epicótilo o plúmula; de un hipocótilo muy corto y de una radícula o raíz primaria. El embrión así constituido se encuentra inmerso en el tejido del gametofito femenino (Fig. 46), el cual a su vez está completamente rodeado por los tegumentos del óvulo, los cuales se han tornado gruesos y leñosos.

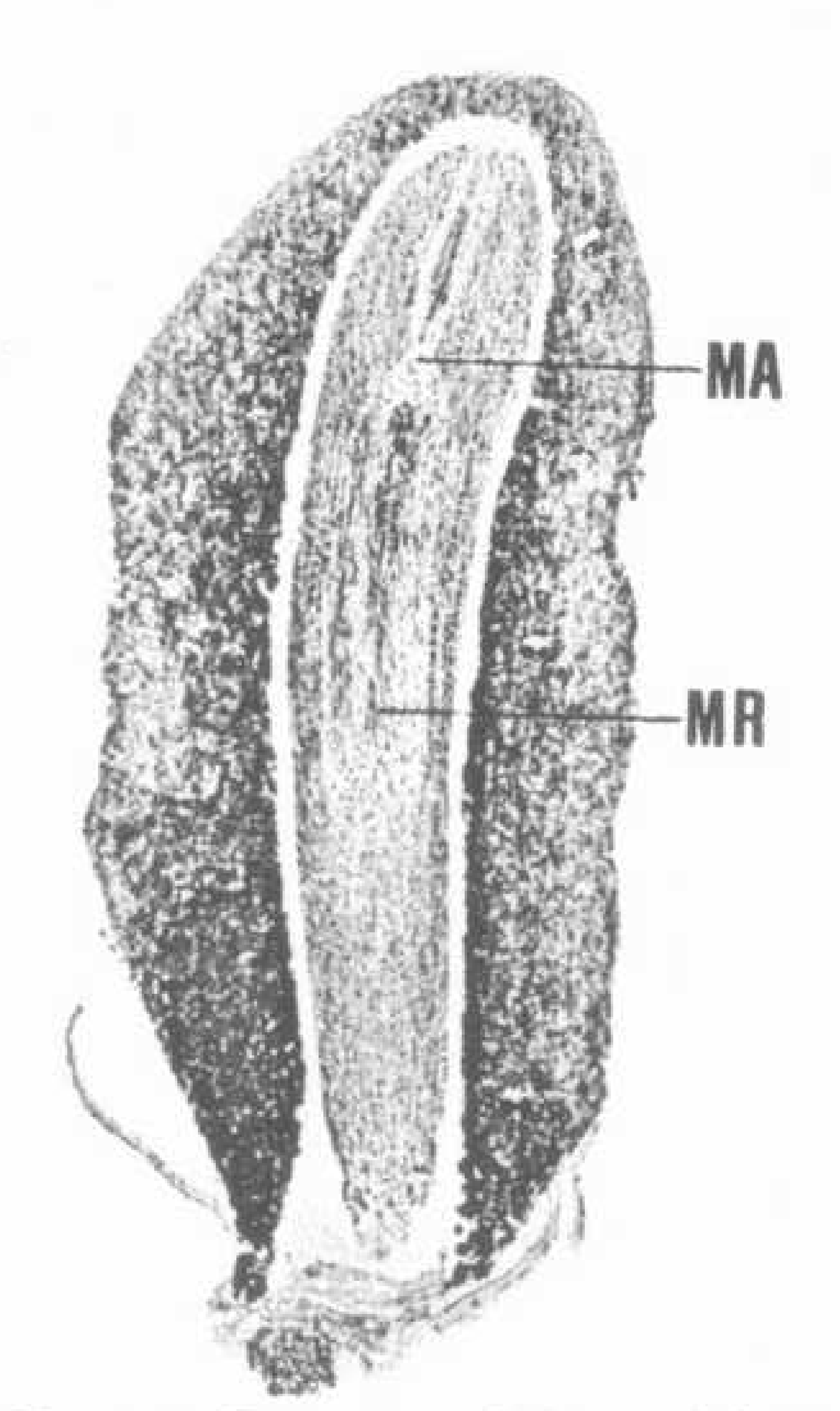


Fig. 45. Estructura interna del embrión de *Pinus* mostrando sus puntos de crecimiento. MA. meristemo apical; MR, meristemo radicular.

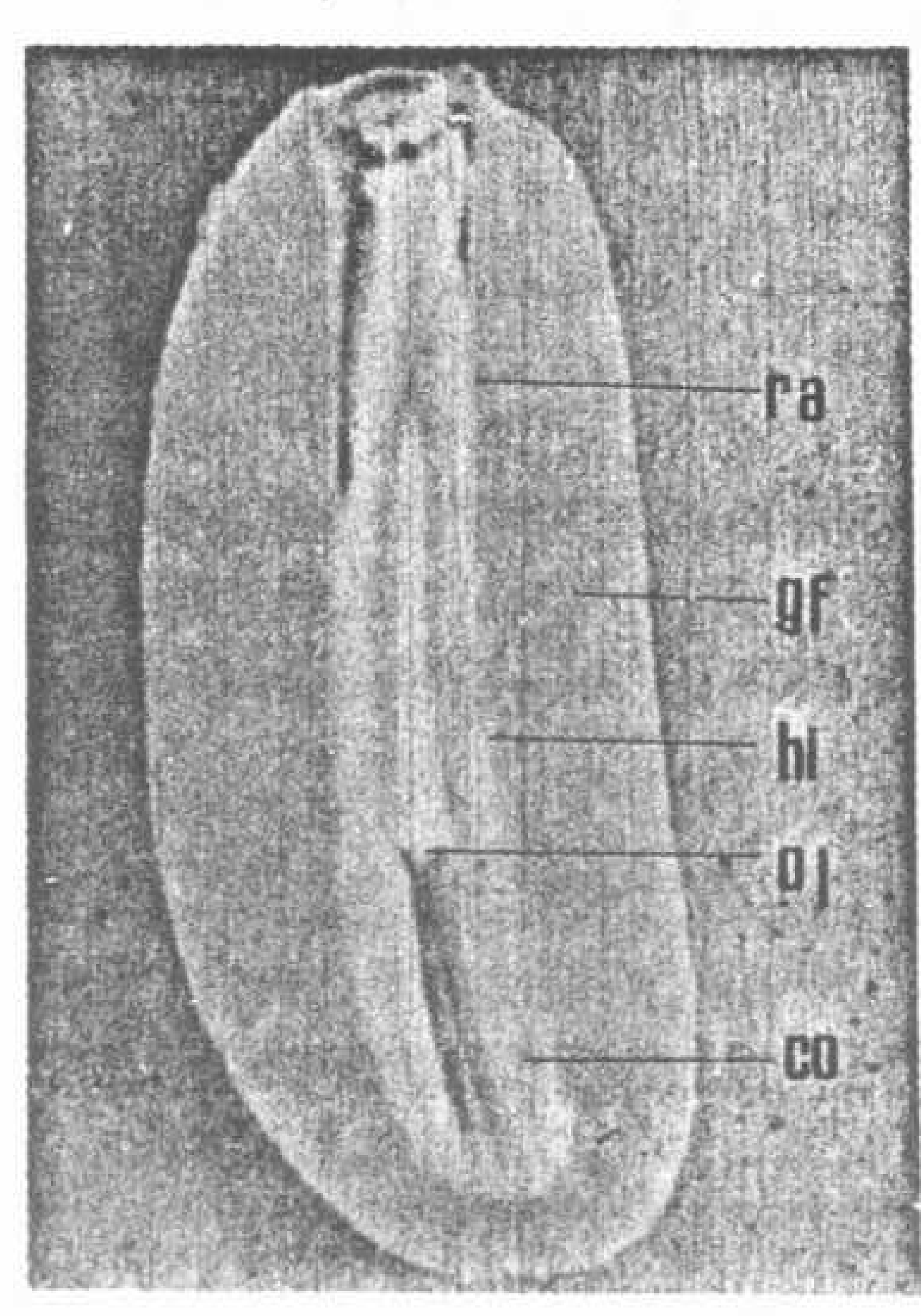


Fig. 46. Corte longitudinal de un embrión maduro de *Pinus* mostrando sus partes más importantes, -.63X, ra; radícula; hi, hipocótilo; pl, plúmula; co, cotiledones; gf, gametofito femenino.

TABLA No. 1. Número de hojas cotiledonares en el embrión de *Pinus*, con especial referencia a pinos mexicanos.

Especie	*Número de hojas cotiledonares*
Pinus arizonica	de 10 a12
P. ayacahuite	de 9 a 15
P. cembroides	de 3 a 14
P. contorta	de 3 a 8
P cooperi	de 4 a 9
P. coulteri	de 9 a 14
P. douglasiana	de 6 a 10
P. engelmanni	de 8 a 10
P. greggii	de 5 a 7
P. hartwegii	de 3 a 8
P. jeffreyi	de 7 a 13
P. johannis	de 6 a 11
P. lambertiana	de 11 a 18
P. leiophylla	de 4 a 8
P. maximartinezii	de 18 a 24
P. michoacana	de 8 a 12
P. monophylla	de 6 a 10
P. montezumae	de 7 a 10
P. oaxacana	de 6 a 11
P. oocarpa	de 5 a 11
P. pseudostrobus	de 6 a 9
P. quadrifolia	de 6 a 8
P. radiata	de 5 a 9

Los datos proceden de Rzedowski (1964), Mirov (1967), Robert **(1978) y observaciones personales del autor.**

PRINCIPALES CAUSAS QUE ORIGINAN EL ABORTO DE LAS SEMILLAS DURANTE SU FORMACION Y DESARROLLO

Sin lugar a dudas no todos los óvulos que son polinizados llegan a ser fertilizados, ni todos aquellos que son fertilizados llegan a formar una semilla, debido a que un gran número de ellos abortan durante las diferentes etapas de su formación y desarrollo, causando grandes pérdidas en la tasa de producción de semillas (Fig. 47).

Los primeros en abortar son todos aquellos óvulos rudimentarios localizados en las regiones distal y proximal del cono (Lyons, 1956). Así como aquellos óvulos que no fueron polinizados en su oportunidad (Sweet, 1975).

Posteriormente al tiempo de la fertilización, una gran cantidad de óvulos abortan por diferentes causas, entre ellas a la imposibilidad del gametofito masculino para sintetizar substancias de crecimiento necesarias para completar su crecimiento y desarrollo (Kamienska y Pharis, 1975).

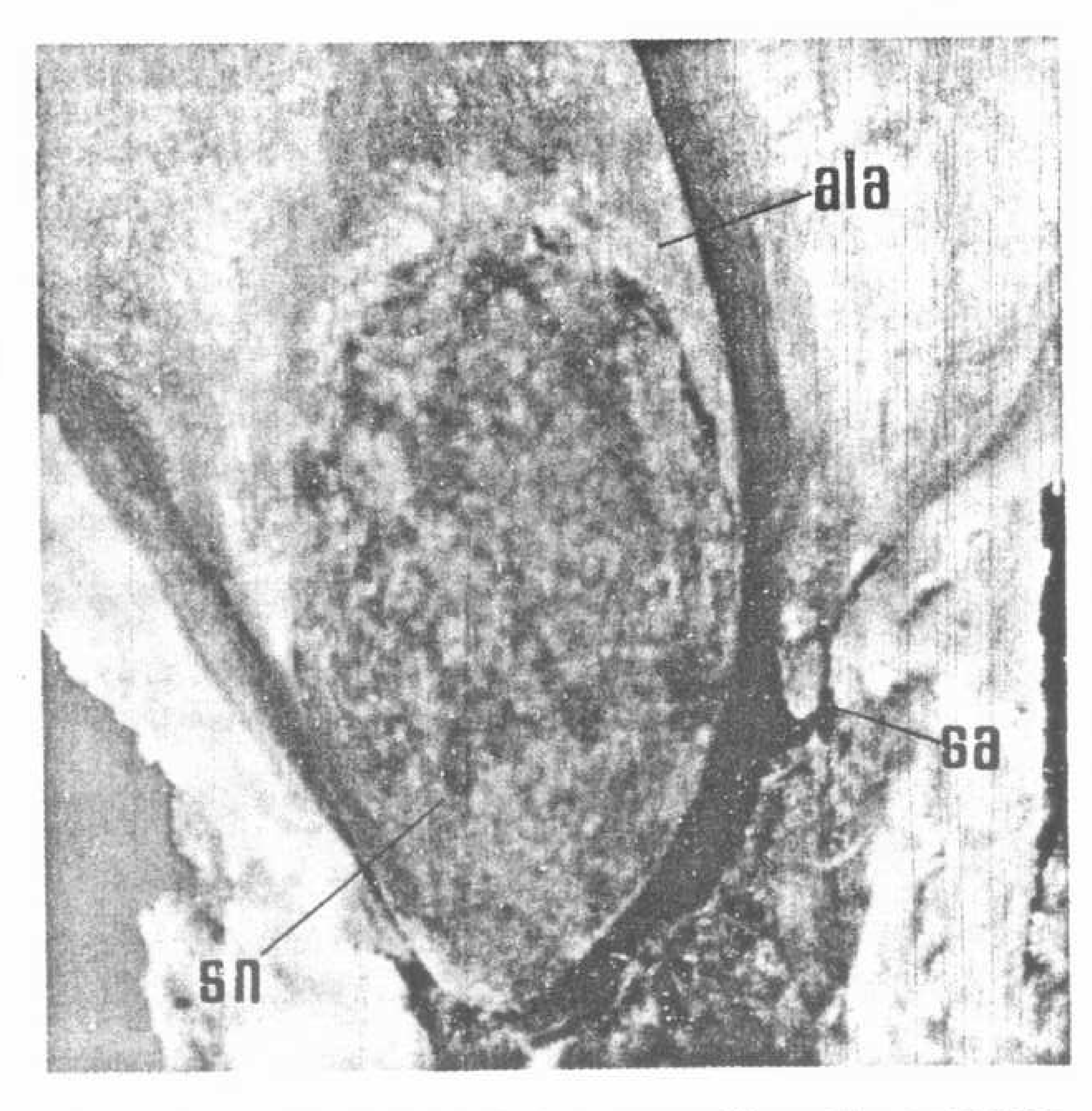


Fig. 47. La semilla de la izquierda es una semilla que ha completado normalmente su desarrollo, la de la derecha abortó y no completó su desarrollo, .63X sn, semilla normal; sa, semilla abortada.

Las cruzas incompatibles ocasionan también el aborto de los óvulos. En los pinos duros por ejemplo, la incompatibilidad es un fenómeno común entre ellos. El grano de polen por lo regular germina en la superficie de la nucela, pero al poco tiempo después se desorganiza en el interior del tejido nucelar antes de que tome lugar la fertilización. En los pinos suaves no se conocen problemas de incompatibilidad interespecífica, por lo que el crecimiento del tubo polínico dentro de la nucela ocurre de manera normal hasta completar la fertilización. El aborto de los óvulos en estos pinos básicamente se debe a la imposibilidad del embrión para crecer y desarrollarse normalmente (Fechner, 1978).

Durante el desarrollo embrionario es muy común que el producto aborte debido fundamentalmente a la ruptura del óvulo después de la singamia en polinizaciones interespecíficas (Kriebel, 1970; Krugman, 1970); incompatibilidad núcleo—citoplasma (Hagman y Mikkola, 1963); mecanismos genéticos para reducir la homocigosis (Sarvas, 1962).

Los insectos de los géneros *Leptoglossus* y *Tetyra* ocasionan el aborto de una gran cantidad de óvulos y semillas (Krugman y Koeber, 1969; De Barr y Ebel, 1974). Estas chinches al posarse en los conillos o en los conos introducen su estilete hacia el interior de los óvulos y/o de las semillas, secretando una enzima que digiere su contenido el cual les sirve de alimento (De Barr y Ebel, 1973). En los conillos jóvenes estos insectos muestran una marcada preferencia por las células del tejido nucelar del óvulo (De Barr y Kormanik, 1975). Mientras que en los conos de mayor edad las chinches prefieren las células del gametofito femenino (Krugman y Koeber, 1969).

En la actualidad gracias al desarrollo de las técnicas radiográficas es posible determinar en las semillas los diferentes grados del desarrollo del embrión, del gametofito femenino y del endospermo, así como poliembrionía, abortos, presencia de insectos y enfermedades entre lo más importante (Kamra, 1964 – 1974; De Barr, 1970) (Fig. 48).

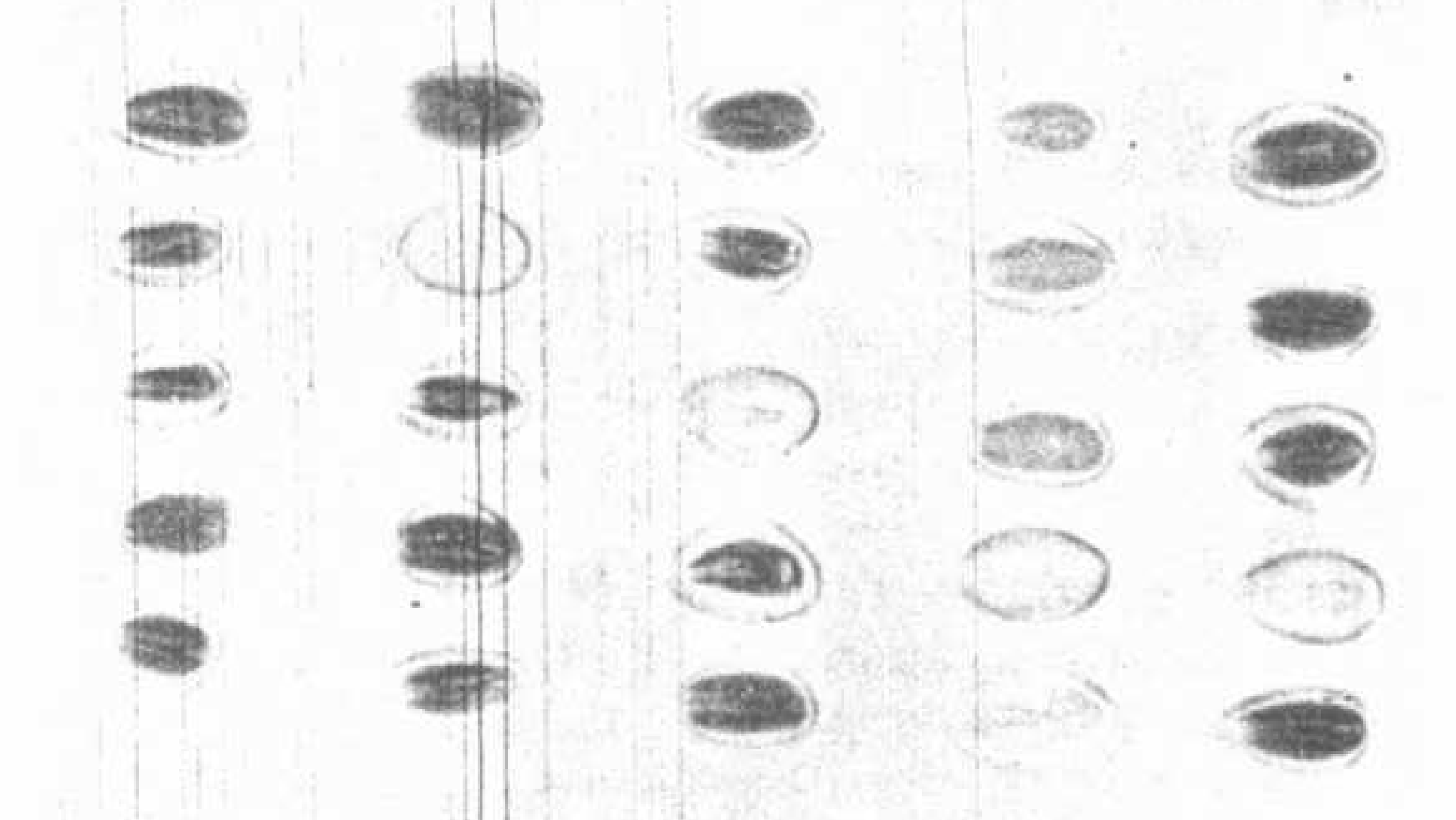


Fig. 48. Radiografía de *Pinus ayacahuite* mostrando diversos grados del desarrollo del embrión y del gametofito femenino, así como otro tipo de irregularidades

MADURACION DEL CONO Y DISPERSION DE LAS SEMILLAS

Después de la fertilización los pequeños conillos megasporangiados comienzan a crecer rápidamente cambiando de color del verde al castaño o negro. Las escamas ovulíferas a medida de que van madurando aumentan de tamaño tornándose gruesas y leñosas. En la mayoría de las especies las escamas se separan entre sí una vez que el cono ha llegado a la madurez, con el objeto de favorecer la dispersión de las semillas (Mirov, 1967) (Fig. 49).

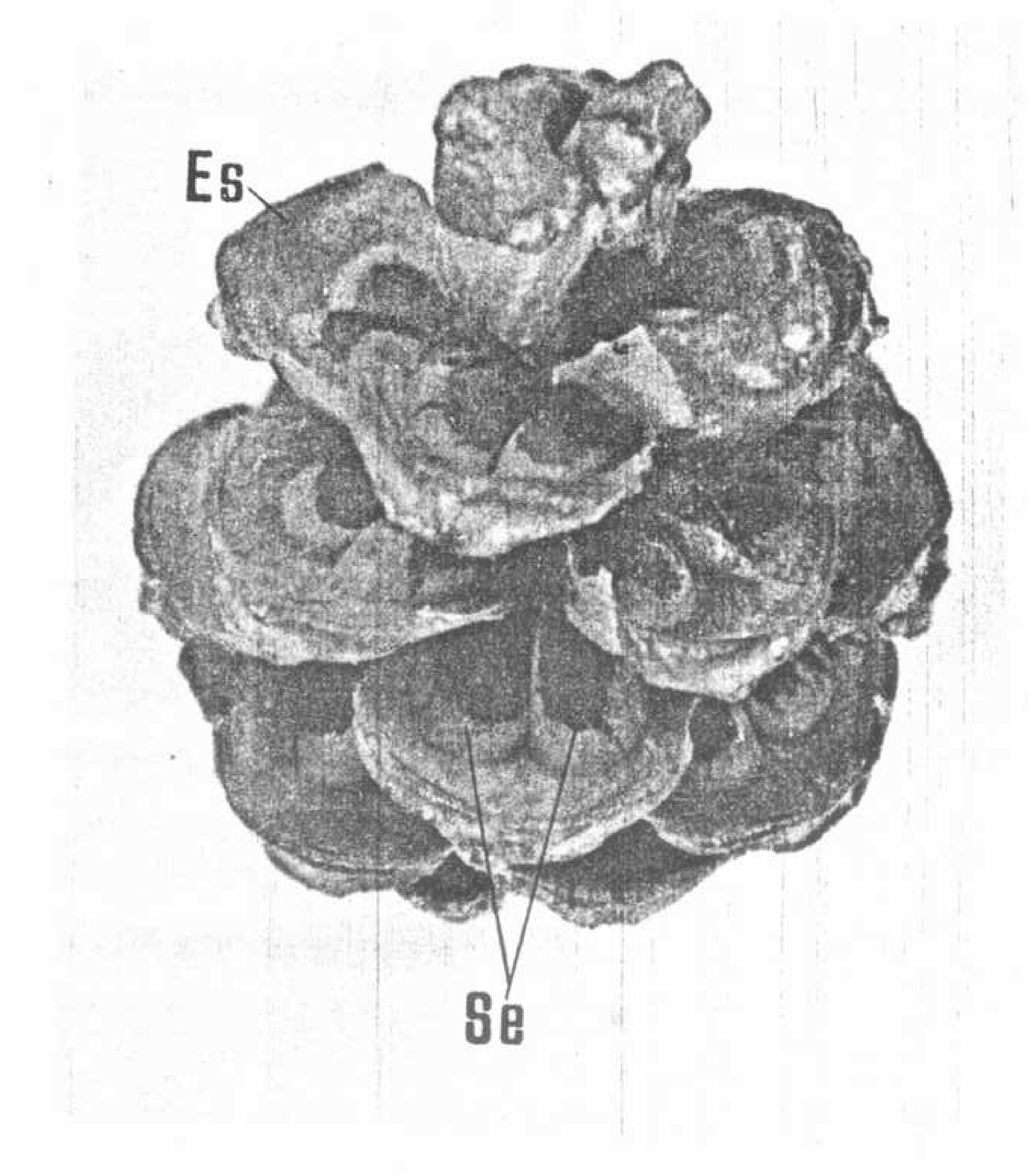


Fig. 49. Cono maduro de *Pinus juarezensis* mostrando las escamas separadas entre sí y las semillas. Es, escama; Se, semillas.

Los cambios morfológicos más sobresalientes que toman lugar en el cono después de la fertilización hasta el momento en que alcanza la madurez se presentan en la figura 50.

Por lo general los conos de los árboles localizados en el extremo sur de su rango natural de distribución, en lugares de baja altitud o en sitios con exposición sur, presentan la tendencia a madurar primero que los conos de aquellos árboles que se localizan en el extremo norte de su rango natural de distribución, en lugares elevados o en sitios con exposición norte. En estos casos la variación en la época de maduración de los conos en gran medida se debe a las diferencias de temperatura (Barnett, 1978).

Los conos de la gran mayoría de las especies de pinos llegan a la madurez en el otoño, aproximadamente 7 u 8 meses después de la fertilización. El período de tiempo transcurrido entre la polinización y la maduración del cono y las semillas es de unos 15 a 17 meses aproximadamente, es decir, se requieren de dos estaciones de crecimiento para que tome lugar la formación de las semillas. Unicamente en nuestro país hasta donde se tiene reportado *Pinus chihuahuana* y *P. leiophylla* requieren de tres estaciones de crecimiento para que las semillas completen su desarrollo (Mirov, 1967).

La fenología de los pinos que crecen en regiones tropicales difiere un tanto a la de los pinos que vegetan en bosques de clima templado y frío. El crecimiento de los pinos tropicales no se interrumpe durante el invierno, por lo que los conos y semillas terminan su desarrollo en el curso de un año o un poco más después de la polinización (Andresen, 1966).

Los cambios estacionales de humedad afectan considerablemente la época de apertura de los conos, siendo común que los vientos secos provoquen su dehiscencia prematura. Por el contrario los vientos húmedos y las lluvias llegan a retrasar su apertura por algunas semanas (Stein *et al*, 1974; Barnett, 1978).

A medida que los conos van madurando su gravedad específica decrece debido a la pérdida de agua. Las semillas van perdiendo su consistencia lechosa para tornarse compactas y cambiar de color. En la medida en que la semilla se va desarrollando anatómicamente, almacena una gran cantidad de sustancias de reserva. Compuestos orgánicos de bajo peso molecular como azúcares, ácidos grasos y aminoácidos, son gradualmente convertidos a formas más complejas como carbohidratos, grasas y proteínas (Krugman *et al*, 1974).

En nuestro país la maduración de los conos y la dispersión de las semillas de las diferentes especies de pinos toma lugar durante los meses de octubre a febrero. Las especies que primero lo hacen son *Pinus chiapensis* y *P. ayacahuite* en todas

Fig. 50. Principales cambios morfológicos que toman lugar en el conillo a partir del momento de la fertilización hasta su madurez. A, conillo al tiempo de la fertilización; B, cono joven; C, cono maduro; D, cono después de la dispersión de las semillas.

sus variedades, lo cual ocurre a mediados de octubre hasta finales de septiembre (Patiño, 1973).

Las especies de pinos que presentan conos serotinos como *P. oocarpa, P. patula, P. greggii, P. pringlei, P. contorta var. latifolia, P. remorata, P. muricata, P. radiata* y *P. attenuata* (Martínez, 1948) almacenan las semillas por largos períodos de tiempo, siendo posible recolectarlas en cualquier época del año.

La mayor parte de las semillas de los pinos se dispersan con la ayuda del viento gracias a el ala que llevan adherida. Las semillas que carecen de éste apéndice o bien si lo tienen atrofiado, generalmente se movilizan con la ayuda de la gravedad, aunque un gran número de roedores, en particular las ardillas y los ratones, favorecen su dispersión (Pijl, 1969).

Los patrones de dispersión de las semillas de nuestras especies de pinos más importantes aún no se conocen con exactitud. Esta falta de información ha limitado en gran medida la aplicación adecuada de aquellos métodos silvícolas destinados a la obtención de regeneración natural en áreas de corta (Niembro, 1980).

La estructura interna de los conos maduros básicamente es la misma para todas las especies. Los conos maduros están formados por un eje central duro y leñoso en el cual van insertas numerosas escamas ovulíferas (Fig. 51). Cada escama por lo general abriga a dos semillas de tamaño variado las cuales en la mayoría de las especies van provistas de una ala.

Tanto el tamaño como las características morfológicas externas de los conos varían considerablemente entre las especies y dentro de la especie, por lo que son tomadas como elementos de identificación. Los conos de *Pinus ayacahuite, P. coulteri* y *P. lambertiana* por ejemplo, presentan el mayor tamaño entre las especies de pinos que crecen en nuestro país, en comparación con los conos de *P. teocote, P. leiophylla* y *P. herrerai*, los cuales son los más pequeños (Martínez, 1948).

Tomando en cuenta la variación morfológica en las características externas de los conos de los pinos mexicanos, hemos creído conveniente presentar los conos de aquellas especies más importantes (Figs. 52 a 63), en el entendido que no se llevará a cabo la descripción de los mismos, debido a que ya fueron ampliamente analizados por diversos investigadores (Shaw, 1909; Standley, 1920-25; Martínez, 1948; Lock, 1950; Little, 1962; Eguiluz,1978).

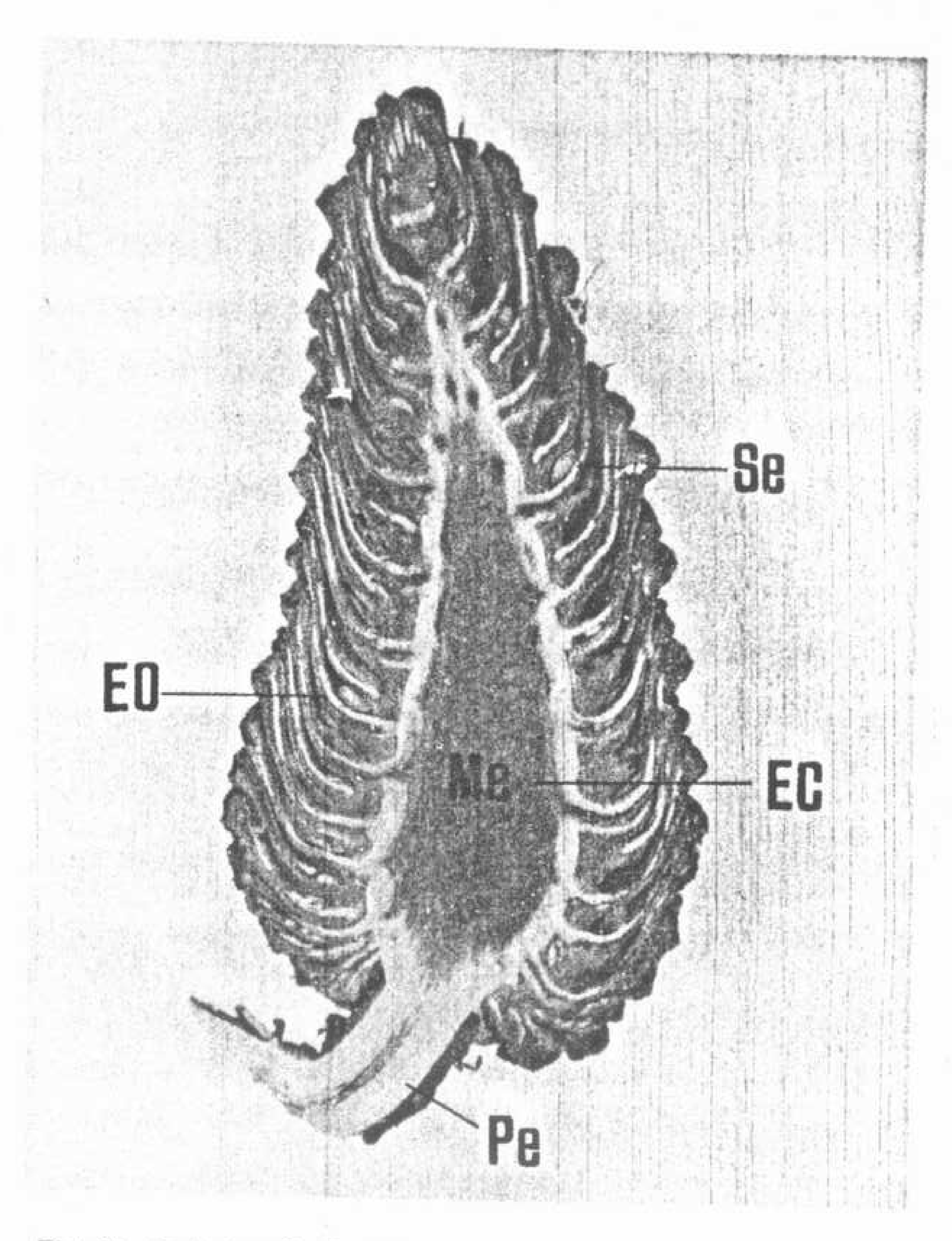


Fig. 51. Corte longitudinal de un cono maduro de *Pinus michoacana* mostrando las partes que le constituyen. EO, escama ovulífera; Se, semilla; Me, médula; EC, eje central, Pe, pedúnculo.

Fig. 52. Conos maduros de a, *Pinus arizonica;* b, *P. ayacahuite;* c, *P. ayacahuite Var. brachyptera;* d, *P. ayacahuite Var veitchii*

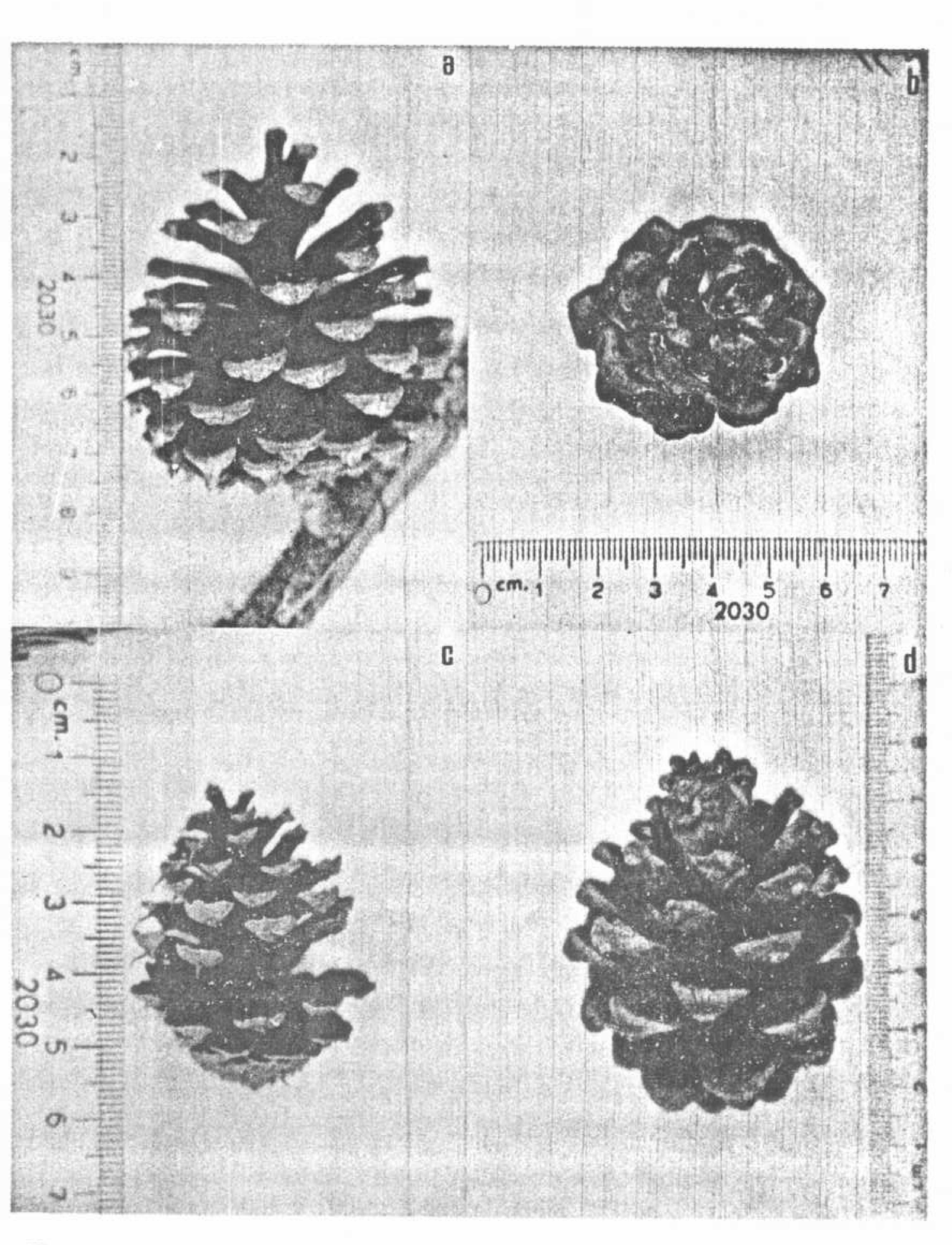


Fig. 53 Conos maduros de a, *Pinus caribaea;* b, *P. cembroides;* c, *P. contorta* var. *latifolia;* d, *P. cooperi.*

Fig. 54. Conos maduros de a, *Pinus coulteri;* b, *P. culminicola;* c, *P. chiapensis;* d, *chihuahuana.*

Fig. 55. Conos maduros de a, *Pinus discolor;* b, *P. douglasiana;* c, *P. durangensis;* d, *P. engelmanni.*

Fig. 56. Conos maduros de a, *Pinus flexilis;* b, *P. greggii;* c, *P. hartweggii;* d, *P. jeffreyi.*

Fig. 57. Conos maduros de a, *Pinus johannis;* b, *P. juarezensis;* c, *P. lambertiana;* d, *P. lawsoni.*

Fig. 58. Conos maduros de a, *Pinus leiophylla;* b, *P. lumholtzii;* c, *P. maximartinezii;* d, *P. michoacana.*

Fig. 59. Conos maduros de a, *Pinus michoacana* var. *cornuta* f. *nayaritana;* b, *P. monophylla;* c, *P. montezumae;* d, *P. montezumae* f. *macrocarpa.*

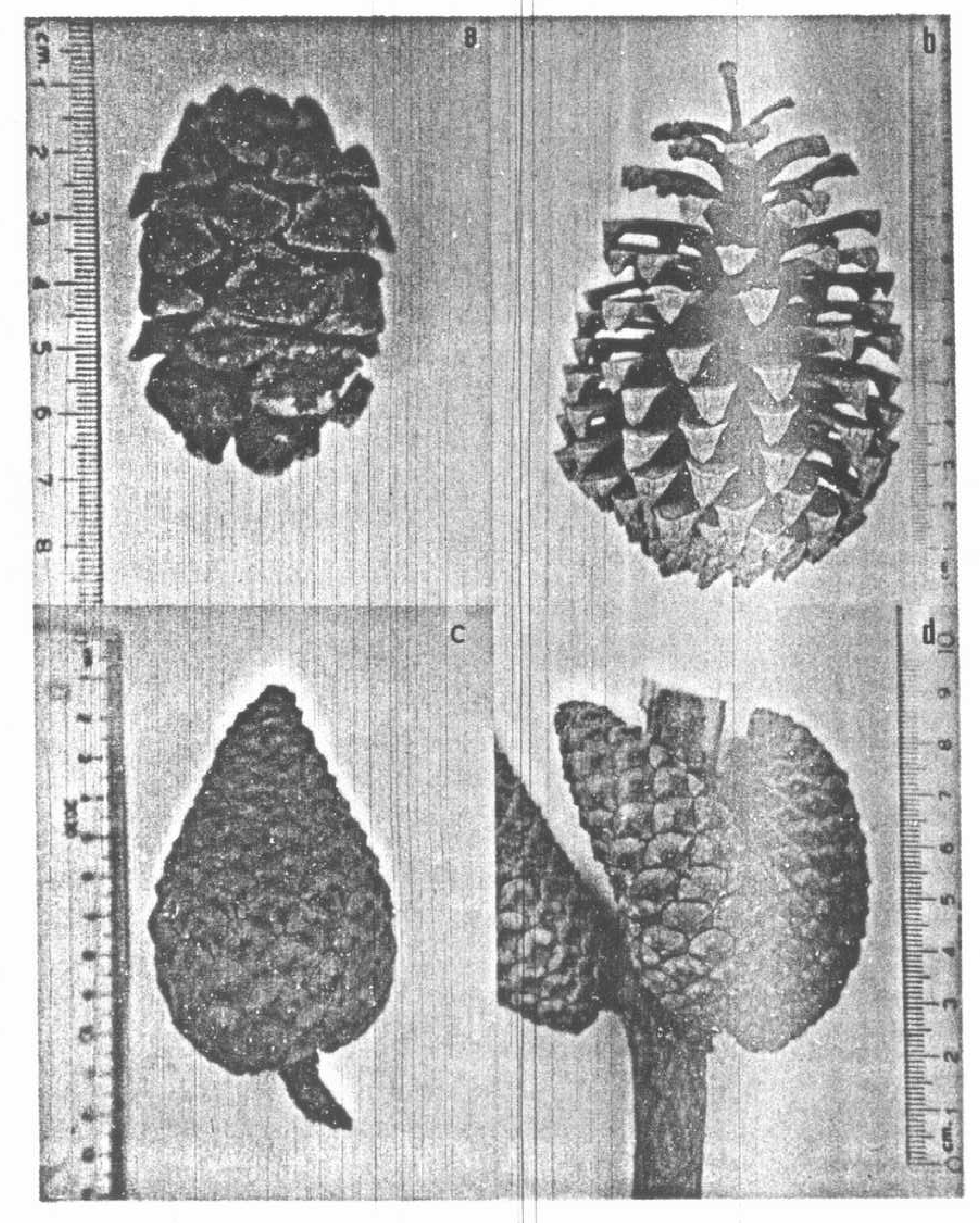


Fig. 60. Conos maduros de a, *Pinus nelsoni;* b, *P. oaxacana;* c, *P. oocarpa;* d, *P. patula.*

Fig. 61. Conos maduros de a, *Pinus pinceana;* b, *P. ponderosa;* c, *P. pringlei;* d, *P. pseudostrobus.*

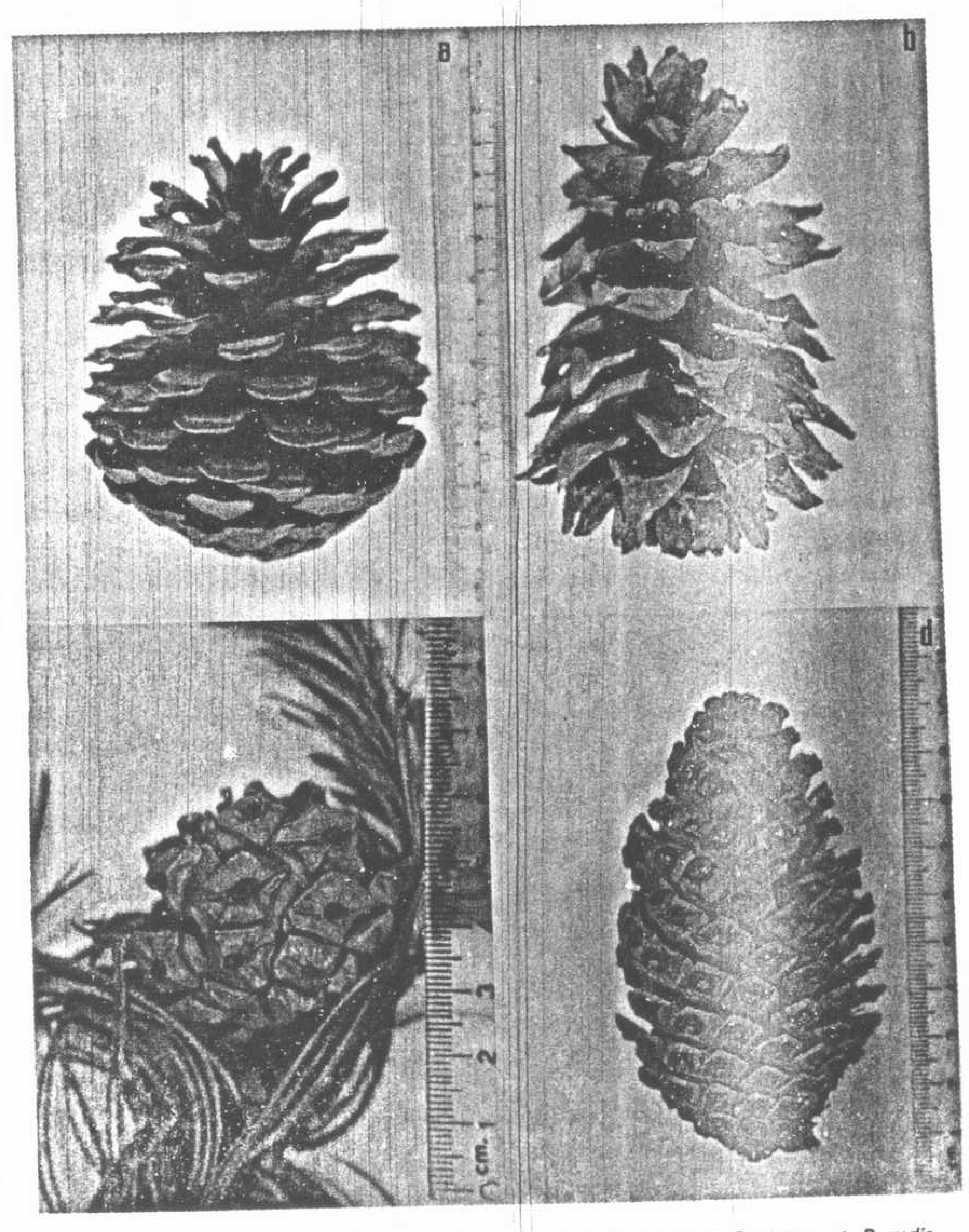
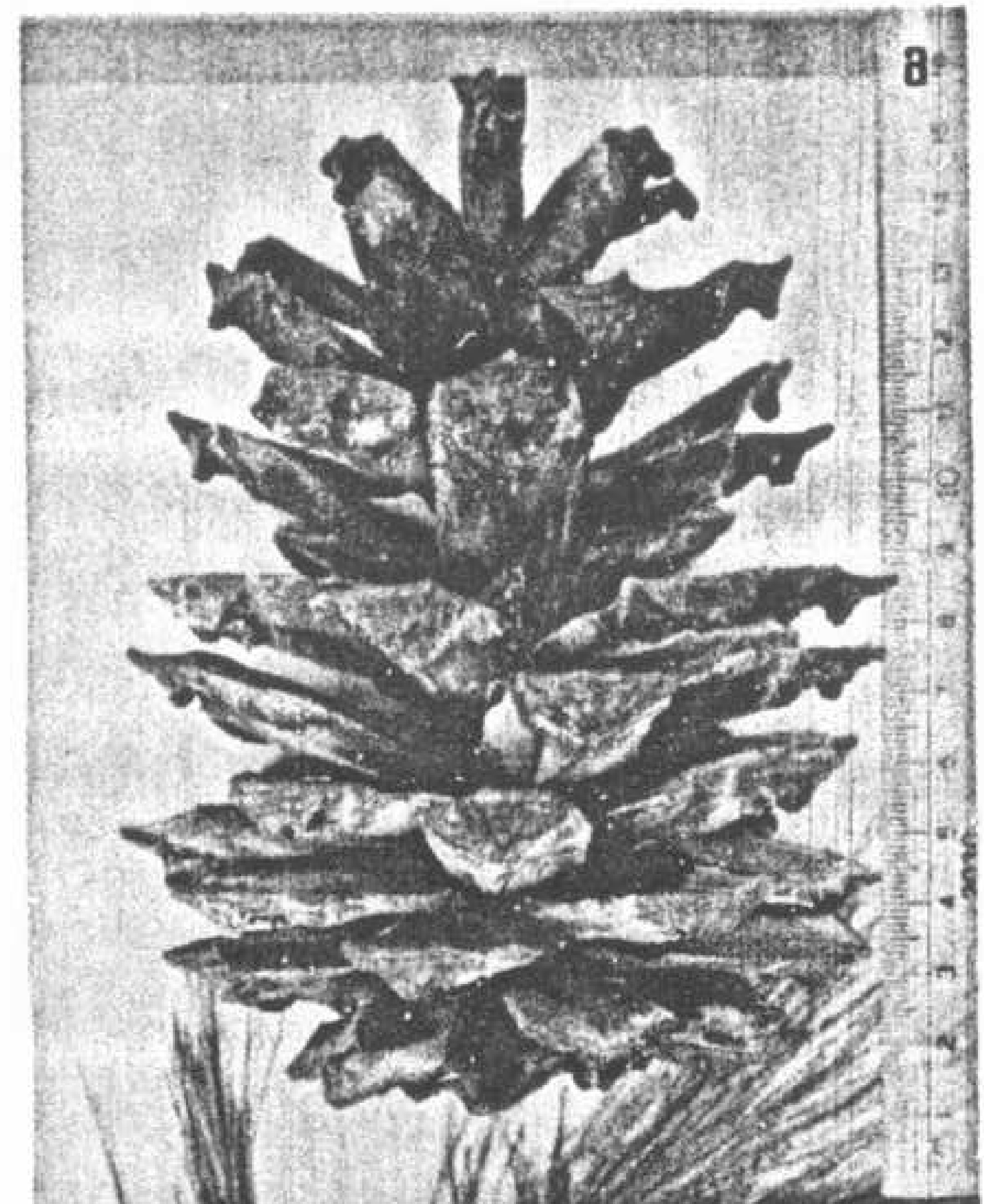


Fig. 62. Conos maduros de a, *Pinus radiata* var. *binata;* b, *P. reflexa;* c, *P. remota;* d, *P. rudis.*



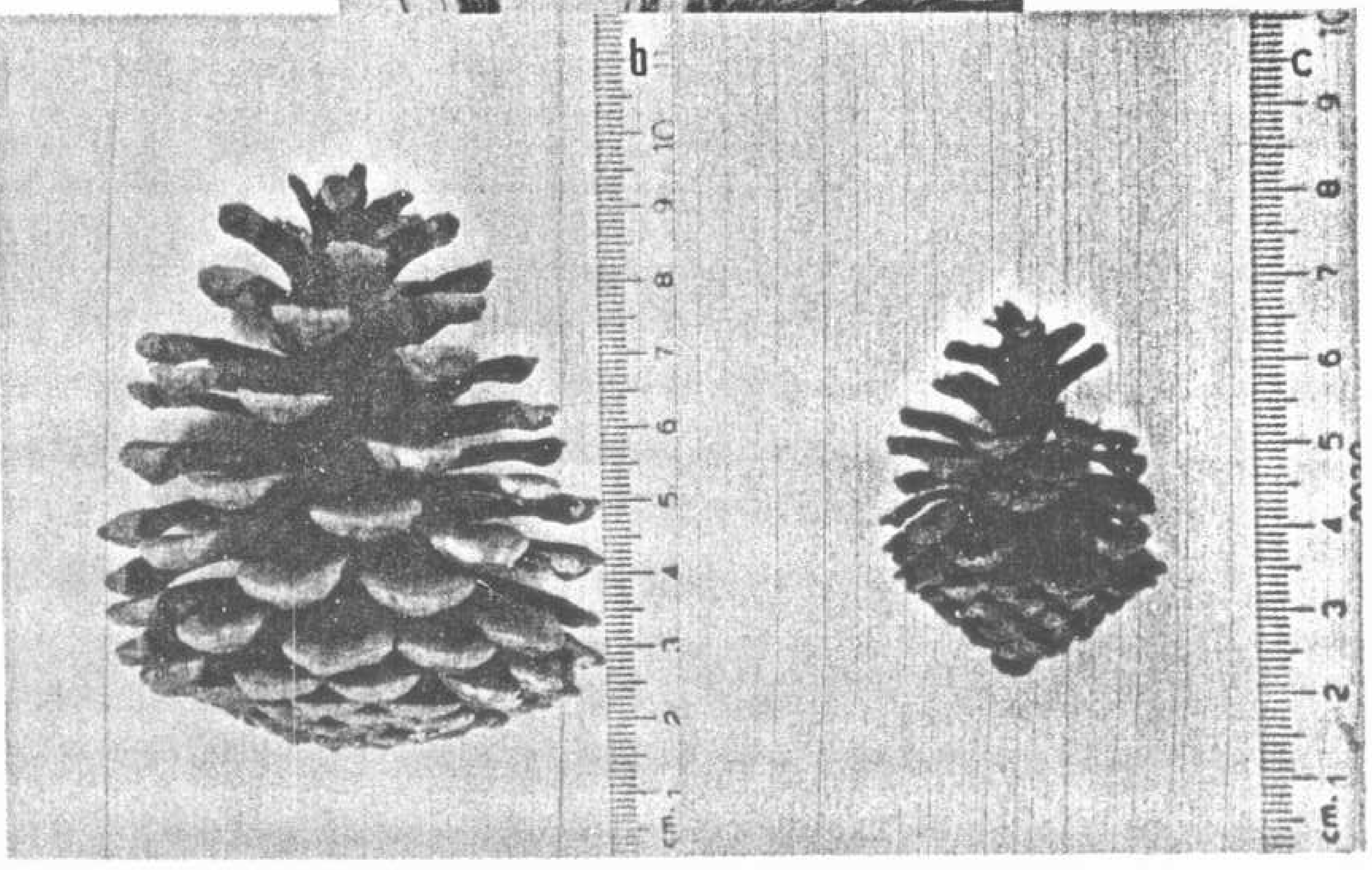


Fig. 63. Conos maduros de a, *Pinus rzedowski;* **b,** *P. tenuifolia;* **c,** *P. teocote.*

MORFOLOGIA Y ANATOMIA DE LA SEMILLA MADURA

MORFOLOGIA

Las semillas de *Pinus* al llegar a la madurez presentan diferentes características morfológicas las cuales varían de acuerdo con la especie (Martínez, 1948; Krugman y Jenkinson, 1974).

Las semillas de la gran mayoría de las especies de pinos están provistas de una ala delgada, translúcida, membranosa o papirácea de tamaño variado la cual favorece su dispersión. De acuerdo con Foster y Gifford (1974) el ala se forma a partir de la separación de la superficie adaxial de la escama del cono adyacente al óvulo, motivo por el cual morfológicamente hablando el ala no forma parte de la semilla en sí misma.

En algunas especies de pinos como *Pinus chiapensis* y *P. ayacahuite* var. *veitchii* (Fig. 64a) el ala es *adnada,* es decir se encuentra totalmente adherida a la semilla al grado de que no es posible separarla sin romperla.

Por el contrario las semillas de otras especies de pinos presentan alas articuladas. Este tipo de ala lleva en su base dos ganchos formados por tejido higroscópico que abrazan y sujetan a la semilla como se observa en las semillas de *P. jeffreyi* (Fig. 64b), *P. cooperi, P. coulteri, P. douglasiana, P. durangensis, P. engelmanni, P. greggii, P. hartweggii, P. herrerai, P. leiophylla, P. michoacana, P. montezumae, P. oaxacana, P. oocarpa, P. patula, P. pringlei, P. pseudostrobus, P. radiata, P. rudis, P. rzedowski, P. tenuifolia, P. teocote.*

En otras especies como *P. ayacahuite var. brachyptera* (Fig. 64c), *P. flexilis y P. reflexa* el ala es sumamente corta, rudimentaria o atrofiada. Finalmente las semillas de *P. cembroides* (Fig. 64d), *P. culminicola, P. discolor, P. johannis, P. juarezensis, P. maximartinezii, P. monophylla, P. pinceana, P. remota* carecen de ala.

Las semillas de los pinos varían considerablemente de tamaño. Las semillas de *P. maximartinezii* por ejemplo, presentan el mayor tamaño dentro de las semillas de pinos mexicanos actualmente descritas (Rzedowski, 1964), encontrándose en un kilogramo un promedio de 703 semillas (Patiño, 1973). Por el contrario las semillas de *P. teocote* son las más pequeñas y su tamaño oscila entre los 3 y 4 mm de largo

(Martínez, 1948). Por lo general en un kilogramo se encuentra un promedio de 143,867 semillas (Patiño, 1973).

La forma de las semillas varía entre las especies y dentro de las especies (Caballero, 1967). Las semillas de *P. oaxacana, P. montezumae, P. oocarpa, P. leiophylla* por ejemplo, presentan una forma vagamente triangular. Las semillas de *P. engelmanni* son casi ovoides. Las semillas de *P. greggii* son ovales, las semillas de *P. patula* son agudas, etc.

En las figuras 65 a 74 se presentan las semillas de 34 especies, 5 variedades y una forma de pinos mexicanos.

Las características morfológicas más sobresalientes de las semillas de nuestras principales especies de pinos se resumen en la tabla 2.

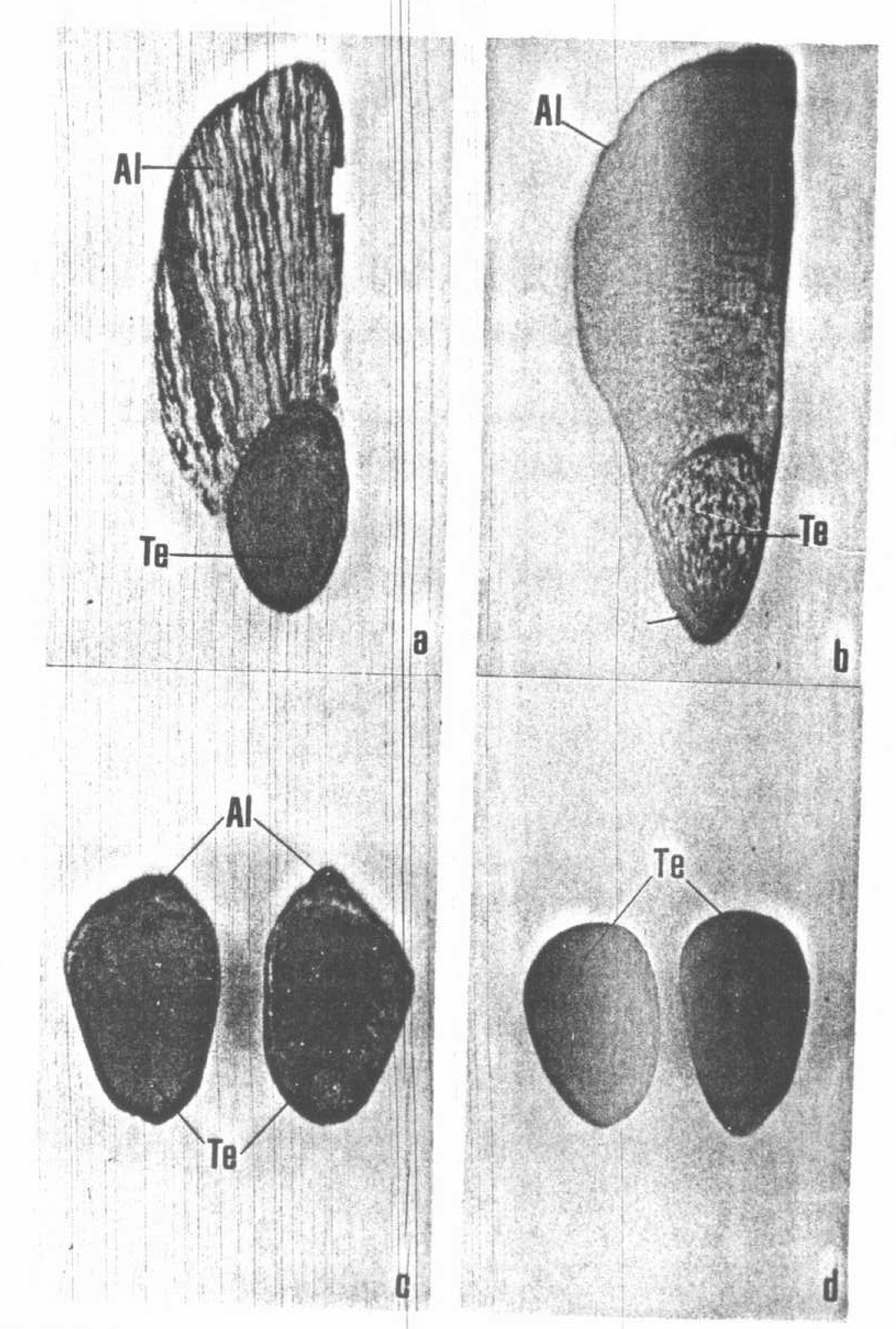


Fig. 64. Variación en las características morfológicas del ala en semillas de *Pinus*. a, ala adnada típica de *P. ayacahuite* var. *Veitchii*; b, ala articulada en *P. jeffreyi*; c, ala rudimentaria en *P. ayacahuite* var. *brachiptera*; d, *P. cembroides* no tiene ala. Al, ala; Te, tegumentos.

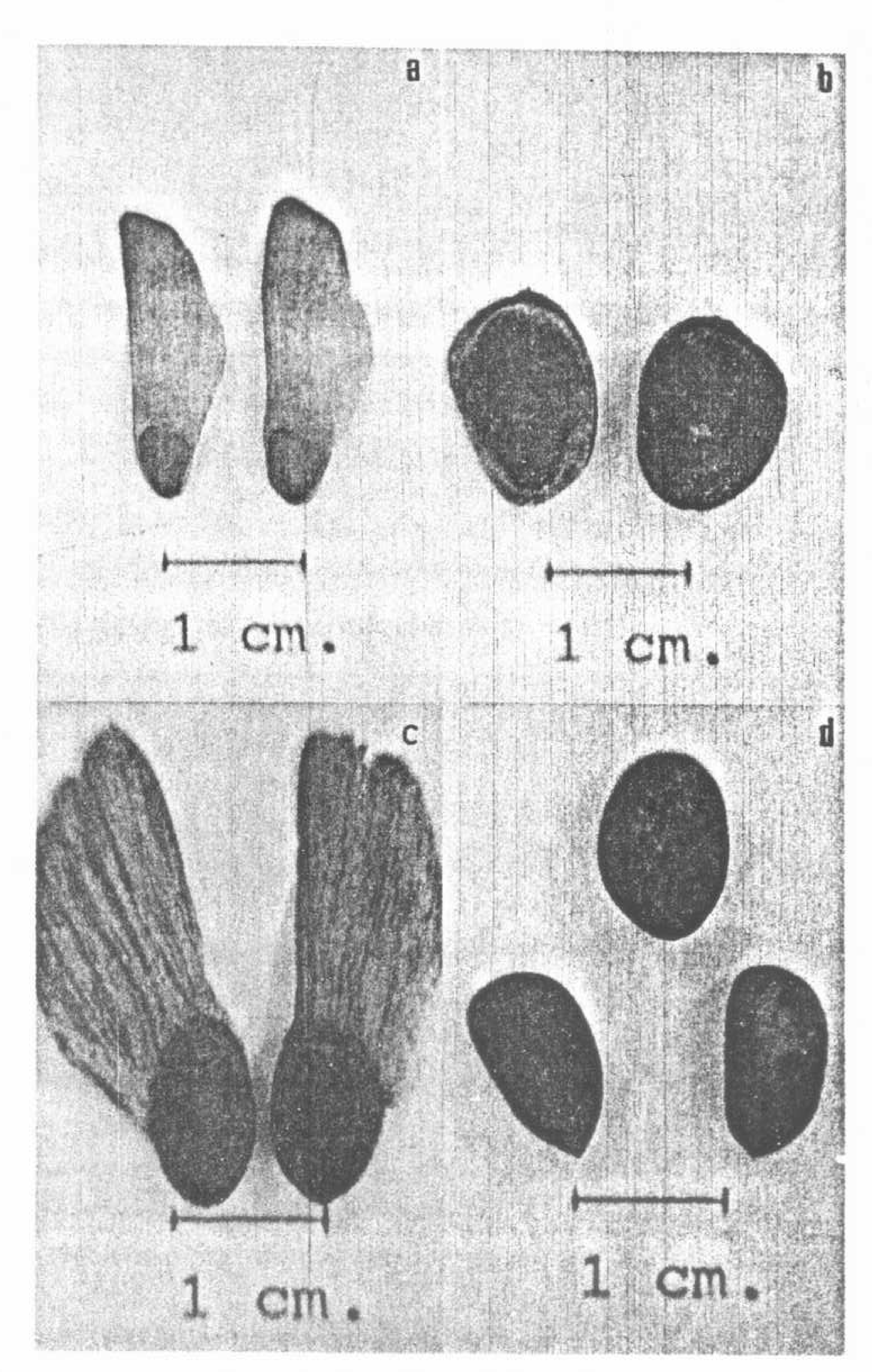


Fig. 65. Semillas de a, ***Pinus arizonica;*** **b,** ***P. ayacahuite*** **var.** ***brachyptera;*** **c,** ***P. ayacahuite*** **var-** ***Veitchii;*** **d,** ***P. cembroides.***

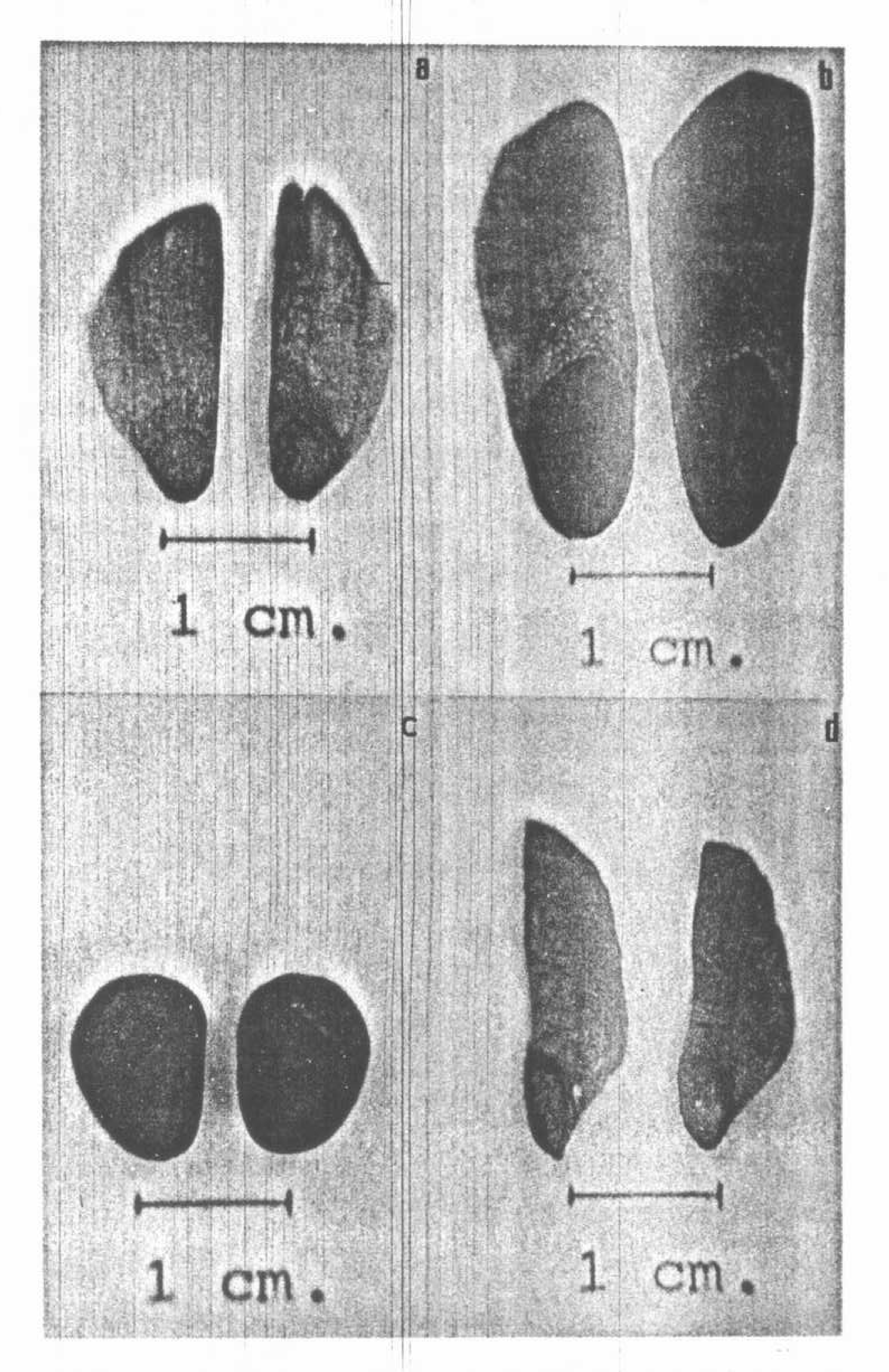


Fig. 66. Semillas de a, ***Pinus cooperi;*** **b,** ***P. coulteri;*** **c,** ***P. culminicola;*** **d,** ***P. chiapensis.***

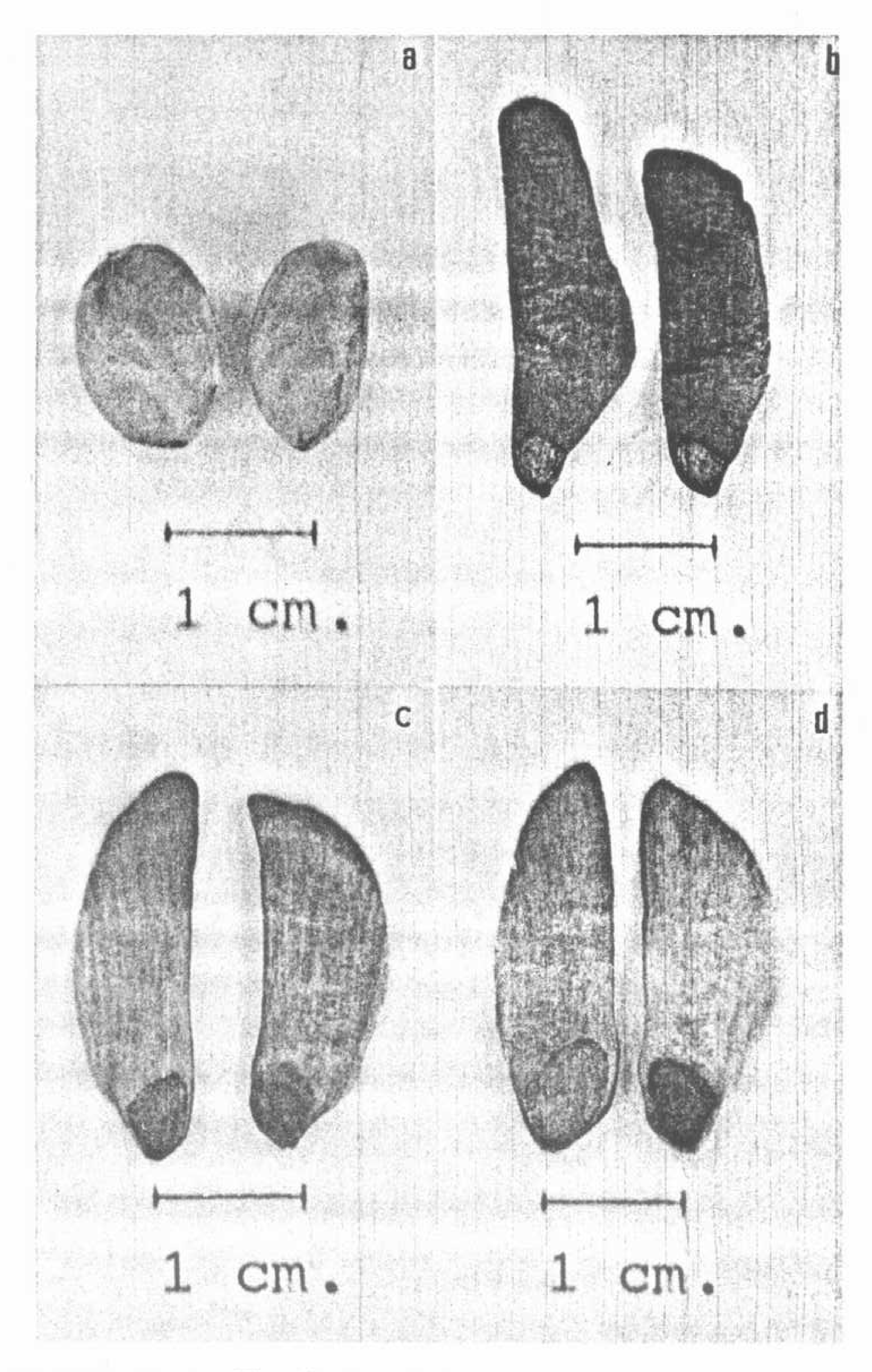


Fig. 67. Semillas de a, *Pinus discolar;* b, *P. douglasiana;* c, *durangensis;* d, *P. engelmanni.*

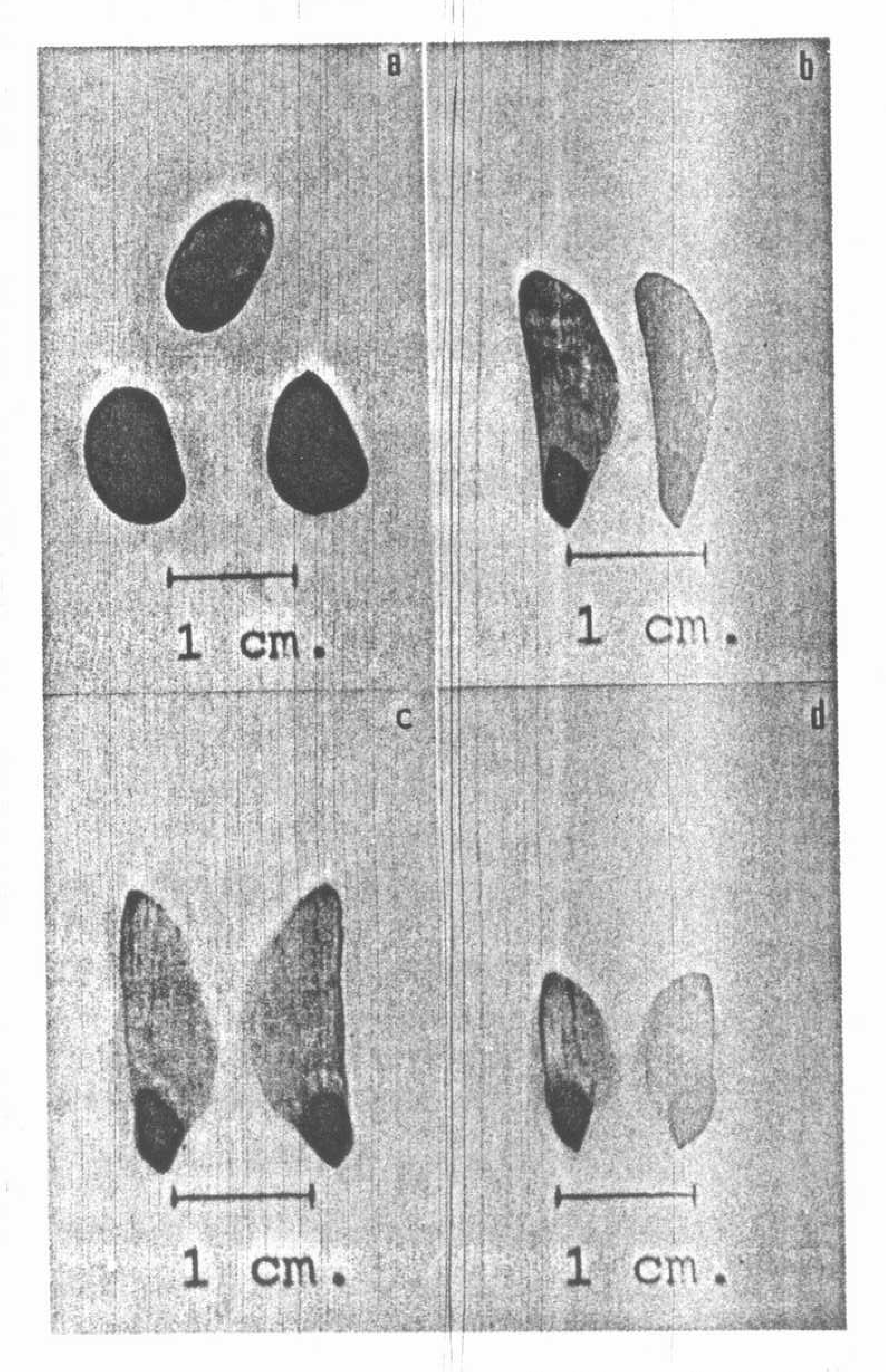


Fig. 68. Semillas de a, *Pinus flexilis;* b, *P. greggii;* c, *P. hartweggii;* d, *herrerai.*

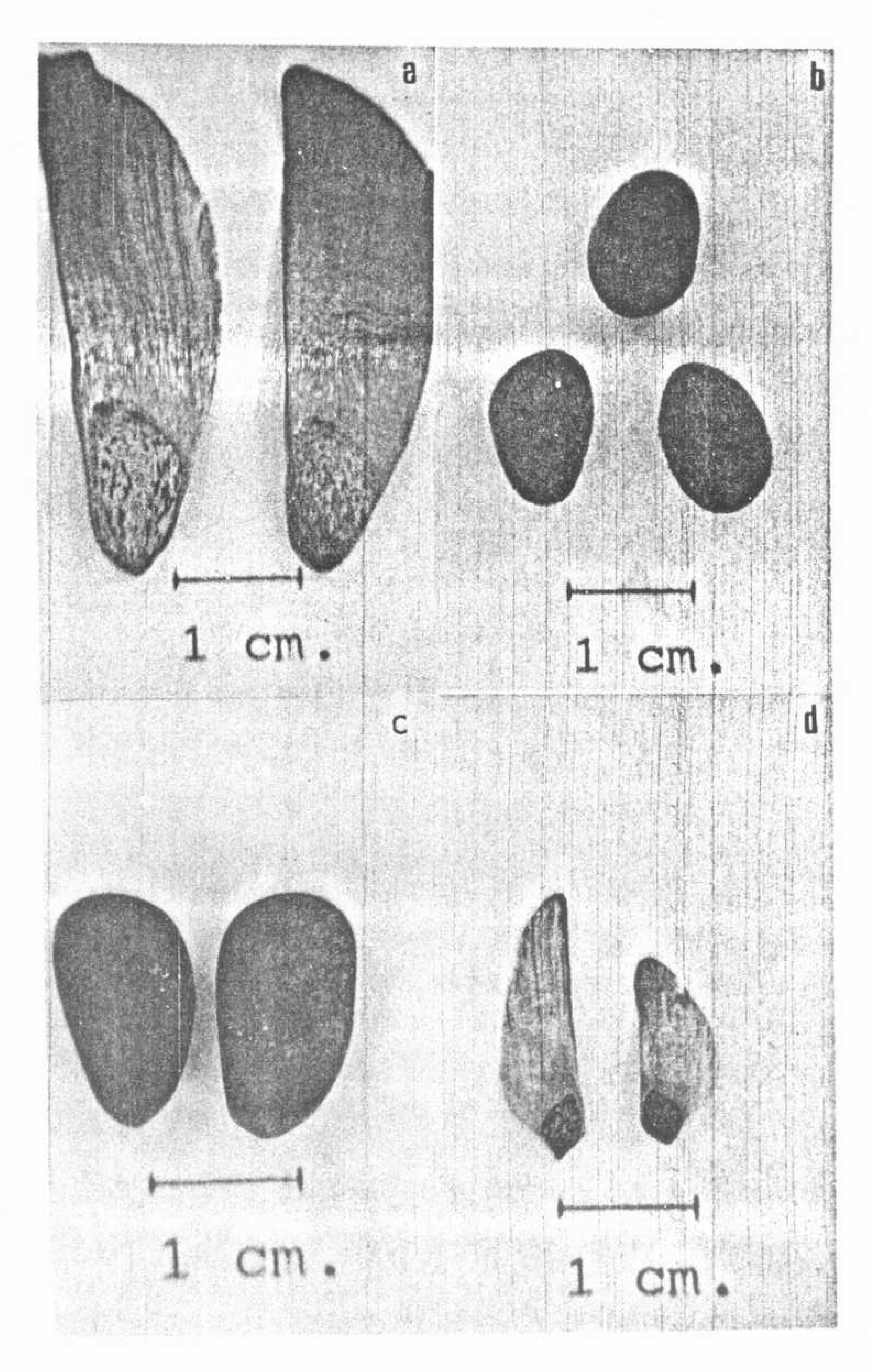


Fig. 69. Semillas de a, *Pinus jeffreyi;* b, *P. johannis;* c, *P. juarezensis;* d, *P. leiophylla.*

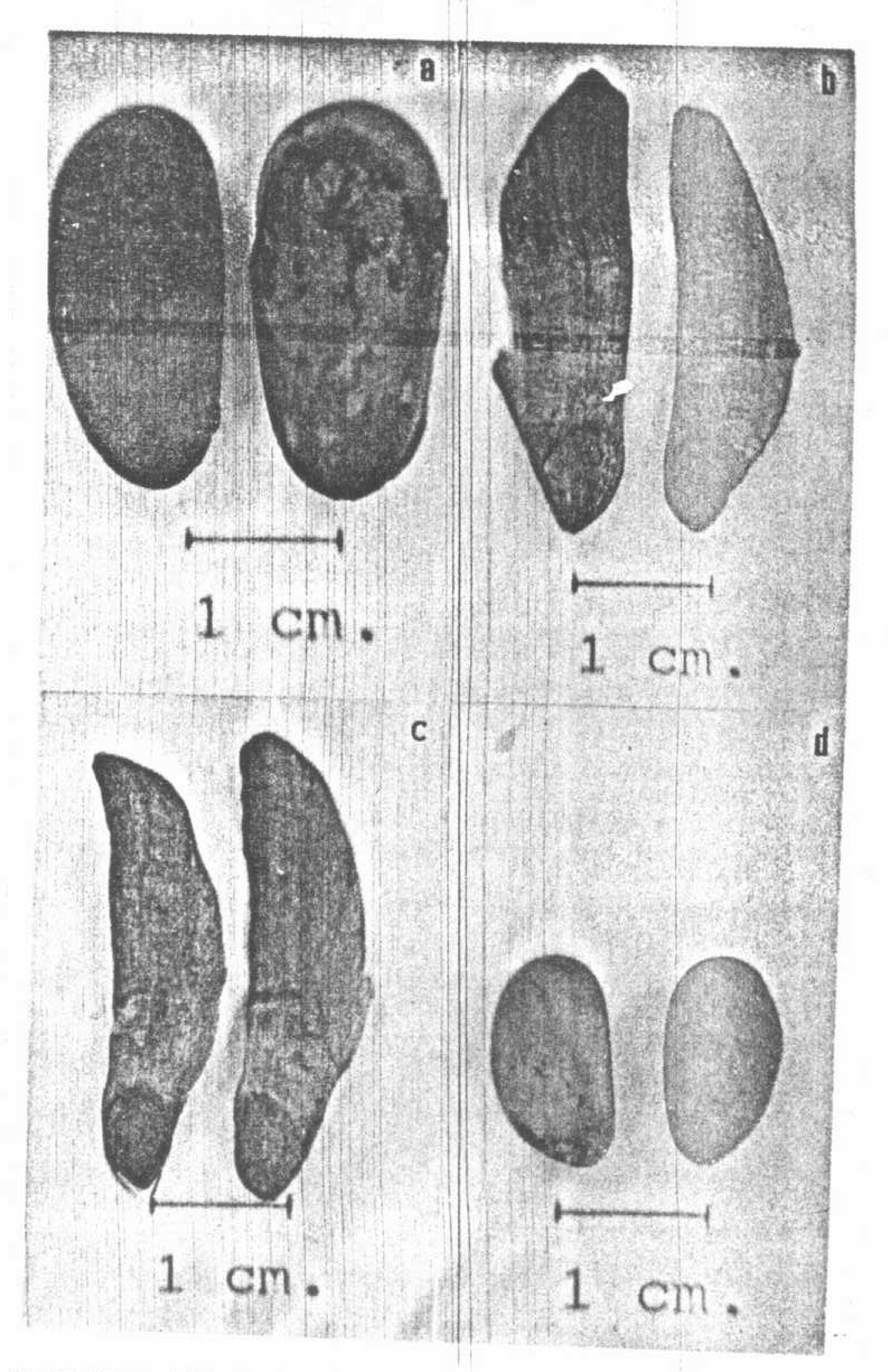


Fig. 70. Semillas a, *Pinus maximartinezii;* b, *P. michoanaca;* c, *P. michoacana* var. *cornuta;* d, *P. monophylla.*

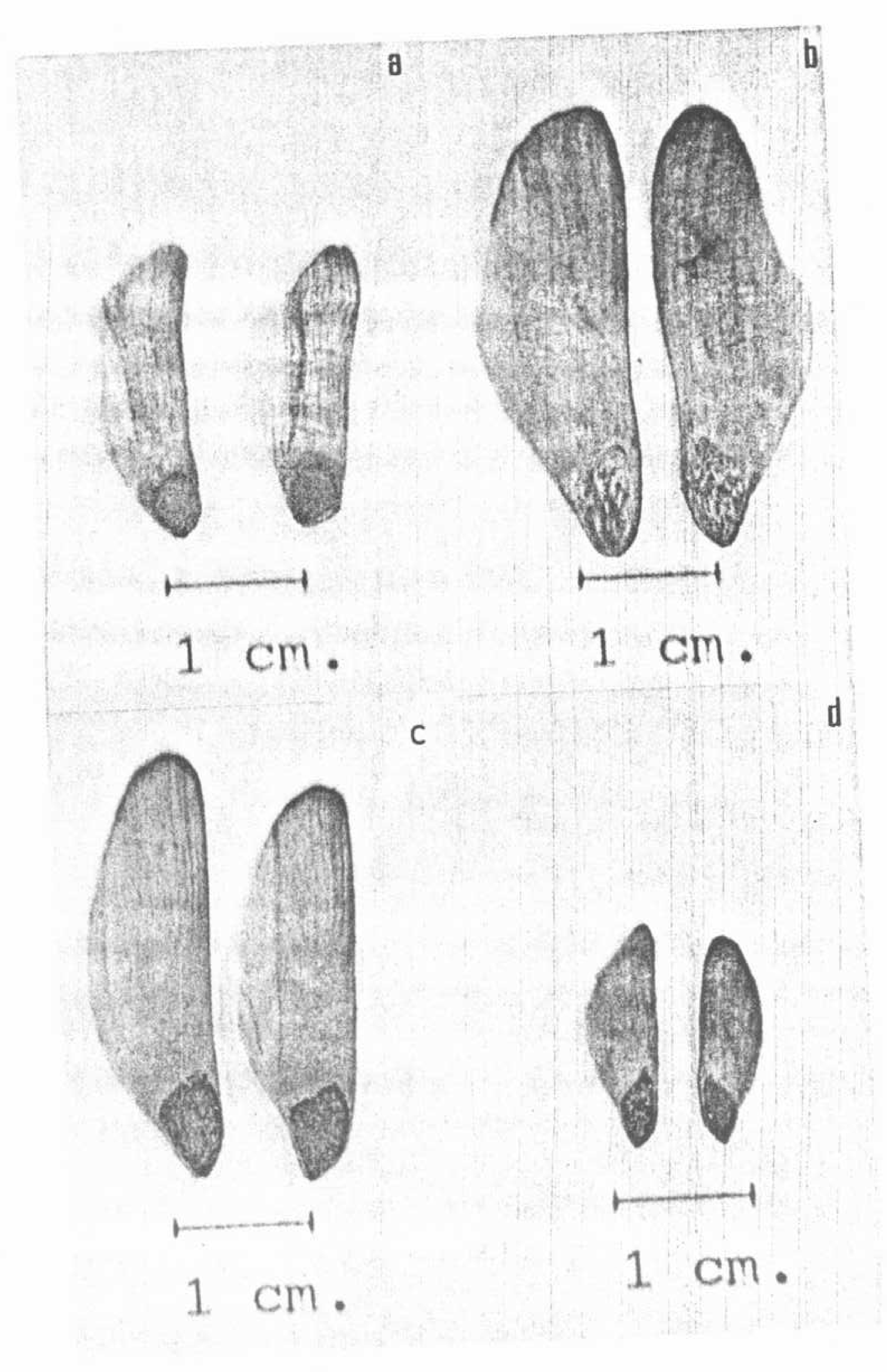


Fig. 71. Semillas de a, *Pinus montezumae;* b, *P. oaxacana;* c, *P. oocarpa;* d, *P. patula.*

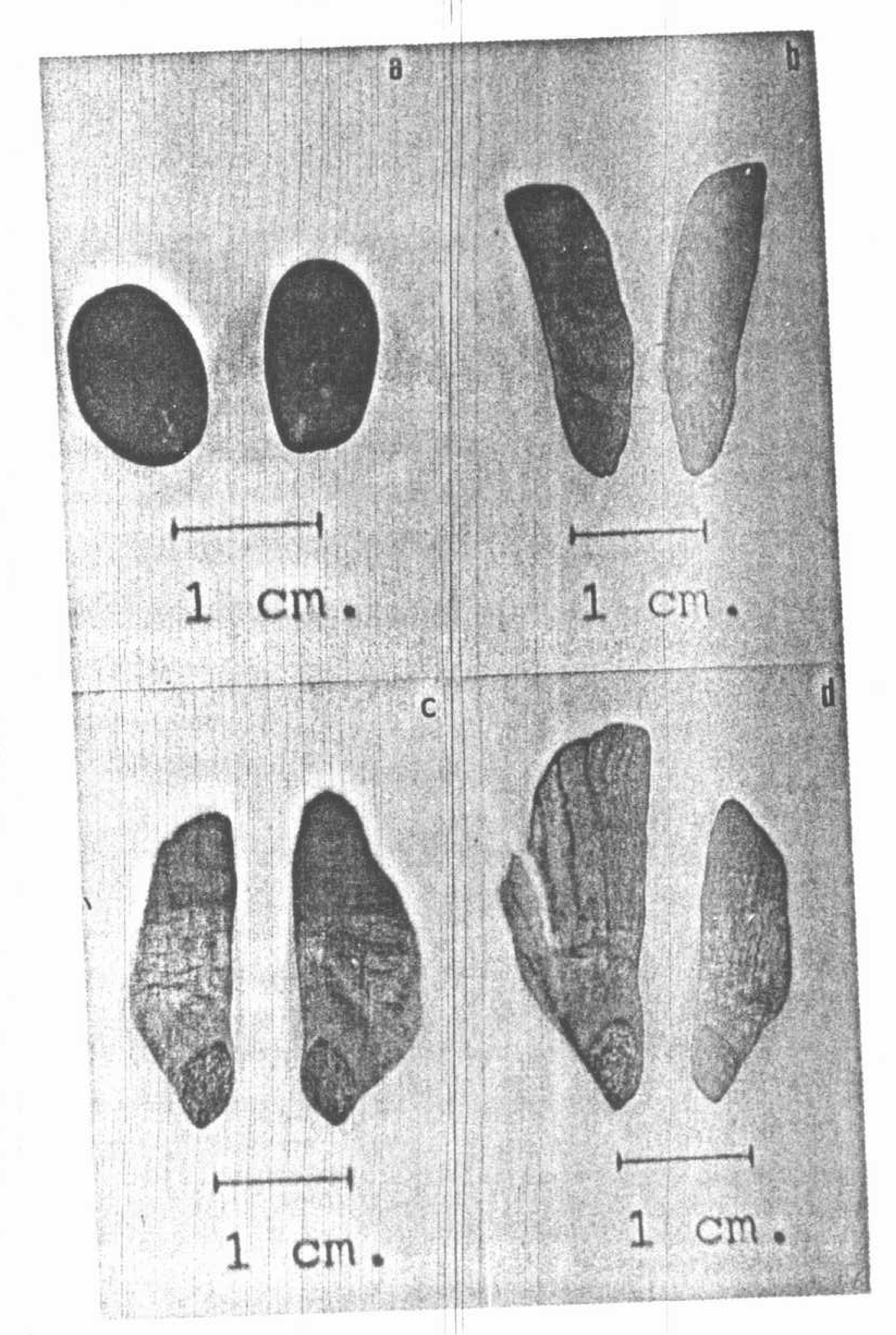


Fig. 72. Semillas de a, *Pinus pinceana;* b, *P. pringlei;* c, *P. pseudostrobus;* d, *P. pseudostrobus* var. *apulcensis.*

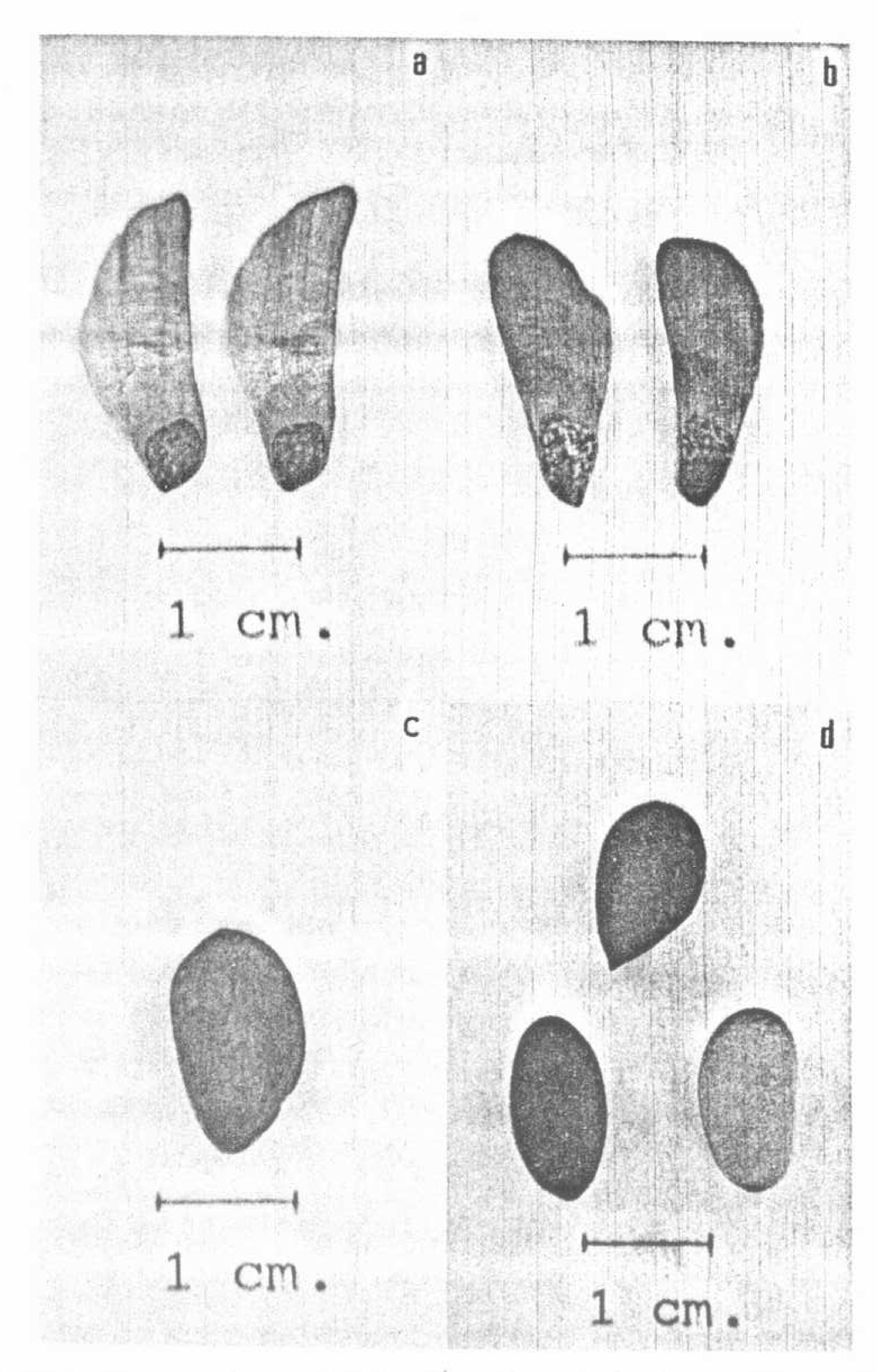


Fig. 73. Semillas de a, *Pinus pseudostrobus f. protuberans;* **b,** *P. radiata* **var.** *binata;* **c,** *P. reflexa;* **d,** *P. remota.*

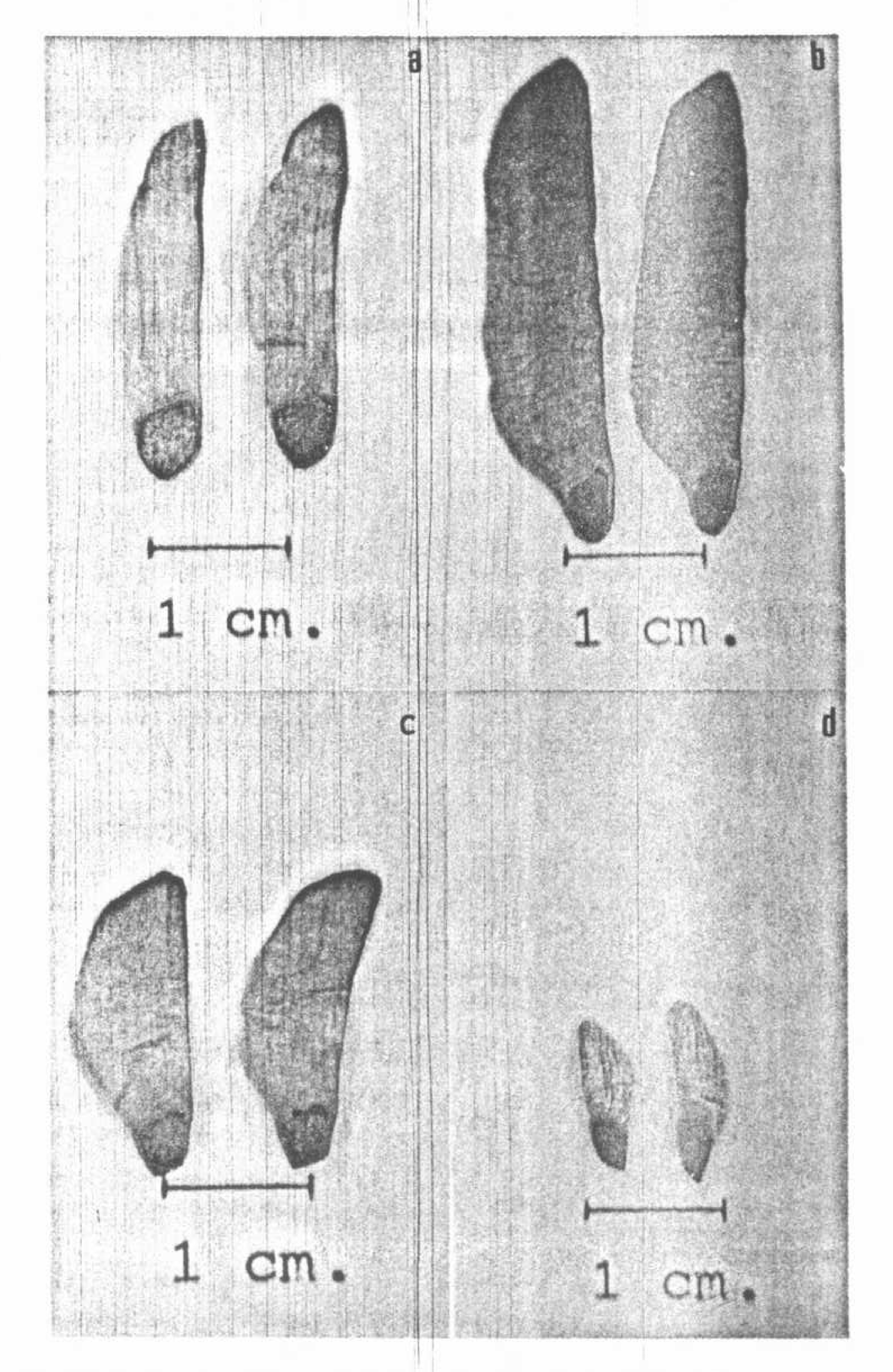


Fig. 74. Semillas de a, *Pinus rudis;* **b,** *P. rzedowski;* **c,** *P. tenuifolia;* **d,** *P. teocote.*

TABLA No. 2. Principales características morfológicas de semillas de pinos mexicanos.

Especie	Forma	Color	Longitud	Tipo de ala
Pinus arizonica Engelm.	oval o triangular	moreno obscuro	6 a 7 mm	articulada, obscura de 23 a 25 mm de largo
Pinus attenuata Lemm.	elipsoidal	moreno obscuro	5 a 6 mm	articulada, obscura de 18 a 25 mm de largo
Pinus ayacahuite Ehr.	ovoide	gris obscuro	7 a 8 mm	adnada, morena, de 30 a 35 mm de largo
Pinus ayacahuite var. brachyptera Shaw	ovoide u oval	café obscuro	12 a 15 mm	adnada, morena, rudimentaria o nula
Pinus ayacahuite var. *Veitchii* Shaw	elipsoidal	café obscuro	10 a 12 mm	adnada, morena, de 15 a 20 mm de largo
Pinus cembroides Zucc.	subcilíndrica o triangular	café obscuro	9 a 10 mm	sin ala
Pinus contorta var *latifolia* Engelm.	vagamente triangular	café obscuro	5 a 6 mm	articulada, morena, de 10 a 12 mm de largo
Pinus cooperi Blanco	ovoide o triangular	café obscuro	6 a 8 mm	articulada, morena, de 15 a 20 mm de largo
Pinus coulteri Don.	elipsoidal	café obscuro	12 a 16 mm	articulada, morena, de 20 a 25 mm de largo
Pinus culminicola Andresen y Beaman	subcilíndrica	café	8 a 9 mm	sin ala
Pinus chiapensis Andresen	elipsoidal	morena	5 a 6 mm	adnada, morena, de 23 a 125 mm de largo
Pinus chihuahuana Engelm.	triangular	grisácea	4 a 5 mm	articulada, café, de 15 a 17 mm de largo
Pinus discolor Bailey y Hawksworth	ovoide	castaño	14 a 15 mm	sin ala
Pinus douglasina Martínez	ovoide	café obscuro	4 a 5 mm	articulada, morena, de 25 mm de largo
Pinus durangensis Martínez	triangular	gris obscuro	4 a 5 mm	articulada, morena, de 14 mm de largo
Pinus engelmanni Carr.	ovoide	café obscuro	5 a 7 mm	articulada, morena, de 20 a 30 mm de largo
Pinus flexilis James	oblonga	café obscuro	7 a 8 mm	articulada, castaño, de 30 a 40 mm de largo

TABLA No. 2. (*Continuación*)

Especie	Forma	Color	Longitud	Tipo de ala
Pinus greggii Engelm.	oval	negro	6 a 7 mm	articulada, morena, de 18 a 20 mm de largo
Pinus hartwegii Lind.	triangular	negro	5 a 7 mm	articulada, morena, de 10 a 12 mm de largo
Pinus herrerai Martínez	triangular	café obscuro	3 a 4 mm	articulada, morena, de 8 a 9 mm de largo
Pinus jeffreyi Murr.	oval	obscuras o morenas	10 a 12 mm	articulada, morena, de 22 a 25 mm de largo
Pinus johannis Robert	subcilíndrica	castaño o morena	8 a 13 mm	sin ala
Pinus juarezensis Lanner	oblonga	café obscuro	14 a 17 mm	sin ala
Pinus lambertiana Douglas	triangular	café obscuro	10 a 12 mm	adnada, morena, de 20 a 38 mm de largo
Pinus lawsonii Roezl	triangular	café obscuro	4 a 5 mm	articulada, morena, de 15 a 18 mm de largo
Pinus leiophylla Schl. y Cham.	triangular	café obscuro	4 a 5 mm	articulada, amarillenta, de 10 a 12 mm de largo
Pinus lumholtzii Rob. y Fern.	oblonga	café obscuro	5 a 6 mm	articulada, obscura, de 14 a 16 mm de largo
Pinus maximartinezii Rzedowski	oblonga	castaño	22 a 26 mm	sin ala
Pinus michoacana Martínez	triangular	morena	8 a 9 mm	articulada, obscura, de 45 a 50 mm de largo
Pinus monophylla Torr. y Frém.	oblonga	morena	13 a 15 mm	sin ala
Pinus montezumae Lambert.	triangular	morena	6 a 7 mm	articulada, morena, de 18 a 20 mm de largo
Pinus muricata D. Don.	triangular	café obscuro	6 a 8 mm	articulada, morena, de 12 a 15 mm de largo
Pinus nelsoni Shaw	oblonga	café obscuro	13 a 15 mm	sin ala
Pinus oaxacana Mirov	triangular	café	7 a 9 mm	articulada, obscura, de 20 a 35 mm de largo

TABLA No. 2. (Continuación)

Especie	Forma	Color	Longitud	Tipo de ala
Pinus oocarpa Schiede	triangular	morena	6 a 7 mm	articulada, morena, de 10 a 15 mm de largo
Pinus patula Schl y Cham.	triangular aguda	negra	5 a 6 mm	articulada, café, de 12 a 14 mm de largo
Pinus pinceana Gordon	elipsoidal	morena	10 a 12 mm	sin ala
Pinus ponderosa Douglas	redondeada	morena	8 a 9 mm	articulada, morena, de 22 a 25 mm de largo
Pinus pringlei Shaw	oblonga	morena	4 a 5 mm	articulada, morena de 15 a 17 mm de largo
Pinus pseudostrobus Lind.	triangular	café obscuro	5 a 6 mm	articulada, castaño, de 20 a 23 mm de largo
Pinus radiata var *binata* Lemmon	ovoide	café obscuro	6 a 7 mm	articulada, morena, de 12 a 14 mm de largo
Pinus reflexa Engelm.	ovoide	negro	10 a 12 mm	rudimentaria
Pinus remorata Mason	angulosa	café obscuro	5 a 6 mm	articulada, morena, de 8 a 10 mm de largo
Pinus remota Bailey y Hawksworth	ovoide o elipsoidal	castaño	12 a 14 mm	sin ala
Pinus rudis Endl.	ovoide	café obscuro	5 a 6 mm	articulada, morena, de 30 a 35 mm de largo
Pinus rzedowski Madrigal y Caballero	triangular	café obscuro	8 a 10 mm	articulada, morena, de 20 a 35 mm de largo
Pinus tenuifolia Benth	triangular	café obscuro	6 a 7 mm	articulada, morena, de 18 a 20 mm de largo
Pinus teocote Schl y Cham.	triangular	café obscuro	3 a 4 mm	articulada, morena de 12 a 15 mm de largo

Los datos fueron obtenidos de Martínez (1948); Madrigal y Caballero (1969); Rzedowski (1964); Robert (1978); Eguiluz (1978) y del propio autor.

ANATOMIA

A pesar de la variación morfológica que presentan las semillas de los pinos, su anatomía es básicamente la misma en todas las especies. La semilla madura está constituida por un embrión inmerso en el tejido del gametofito femenino. Tanto el embrión como el gametofito femenino se encuentran firmemente cubiertos por los tegumentos (Mirov, 1967) (Fig. 75).

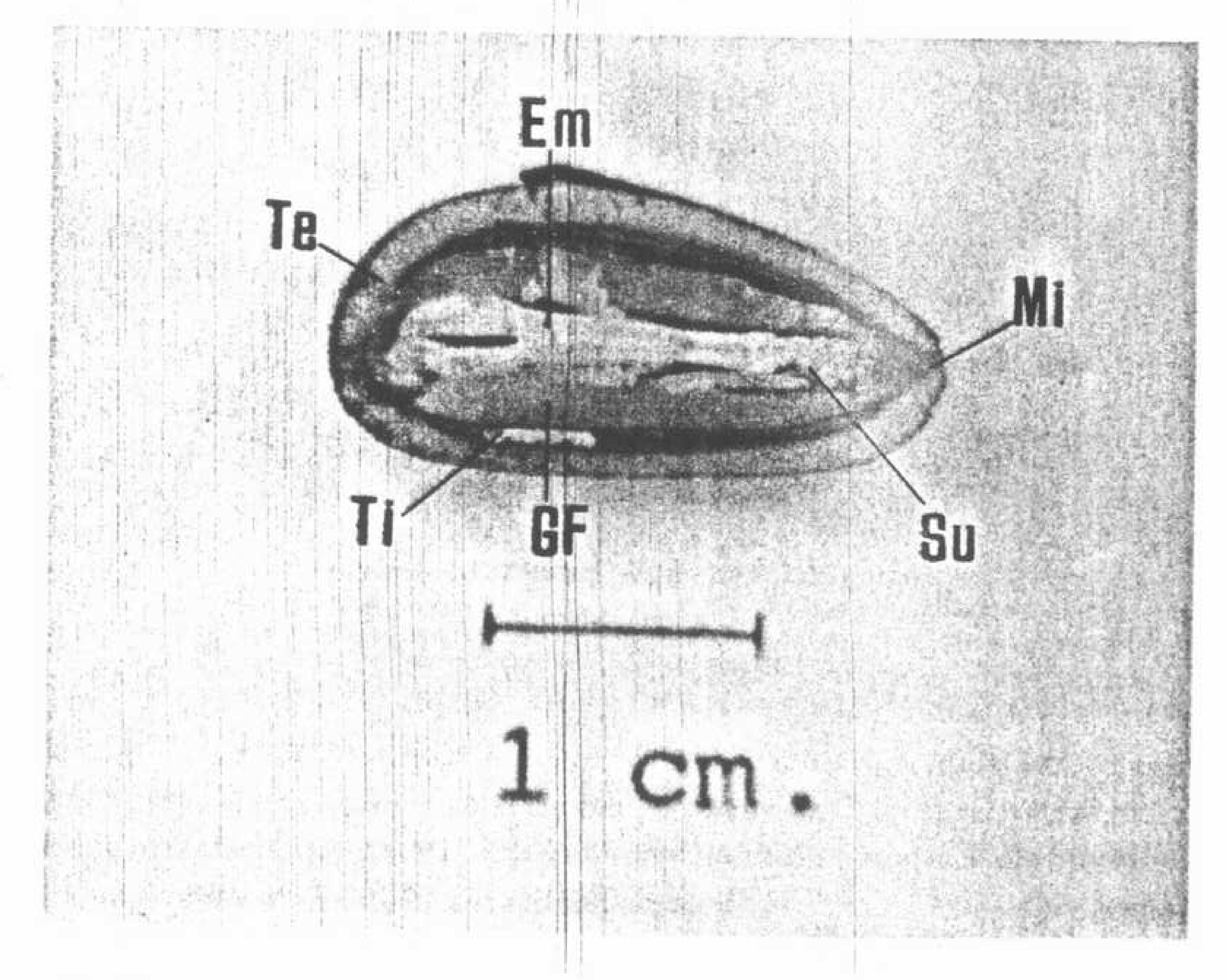


Fig. 75. Corte longitudinal de la semilla de *Pinus maximartinezii* mostrando su anatomía. Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; GF, gametofito femenino; Em, embrión; Su, suspensor; Mi, micrópilo.

EL EMBRION

En *Pinus* el embrión presenta una forma lineal o ligeramente curva, cilíndrico, de color crema y colocado longitudinalmente en el centro de la semilla (Fig. 76). (Niembro, 1981).

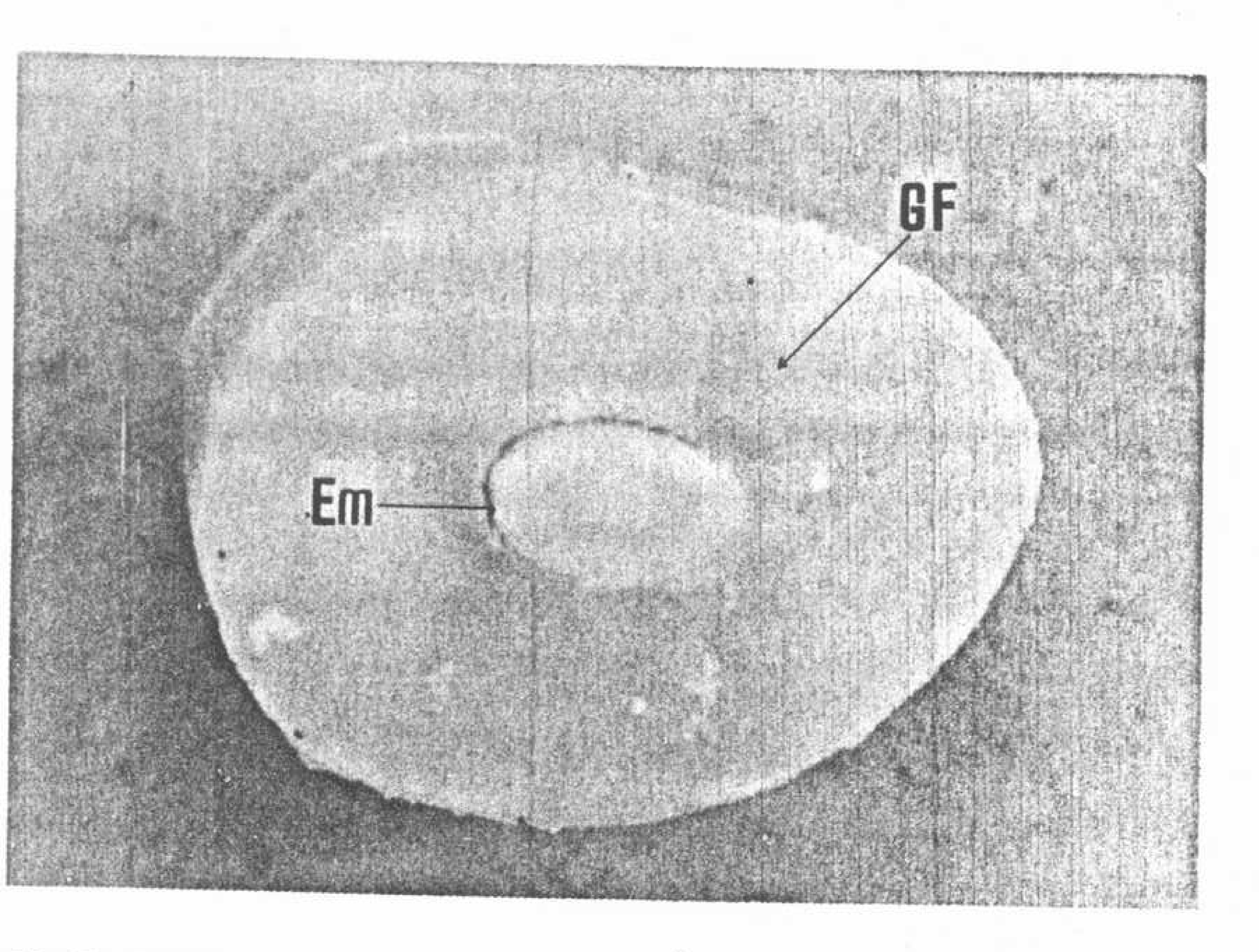


Fig. 76. Corte transversal del embrión y el gametofito femenino de la semilla de *Pinus cembroides*. Em, embrión; GF, gametofito femenino.

Anatómicamente el embrión está constituido por un verticilio de cotiledones u hojas embrionarias (Fig. 77a), cuyo número varía de acuerdo con la especie (Tabla 1). Los cotiledones rodean a una estructura cónica formada por tejido meristemático la cual recibe el nombre de plúmula o epicótilo (Fig. 77b). Esta estructura da origen tanto al tallo de la plántula como a sus hojas primarias. Debajo de los cotiledones se encuentra el hipocótilo, el cual es una región de transición entre el tallo y la raíz (Fig. 77a). En la región inferior al hipocótilo se localiza la radícula, la cual está formada por tejido meristemático (Fig. 77b). La radícula dará lugar a la raíz primaria de la plántula.

En el extremo radicular del embrión de las semillas de algunas especies es posible encontrar los remanentes de las células del suspensor, las cuales se presentan formando un delgado filamento enrollado (Fig. 77a).

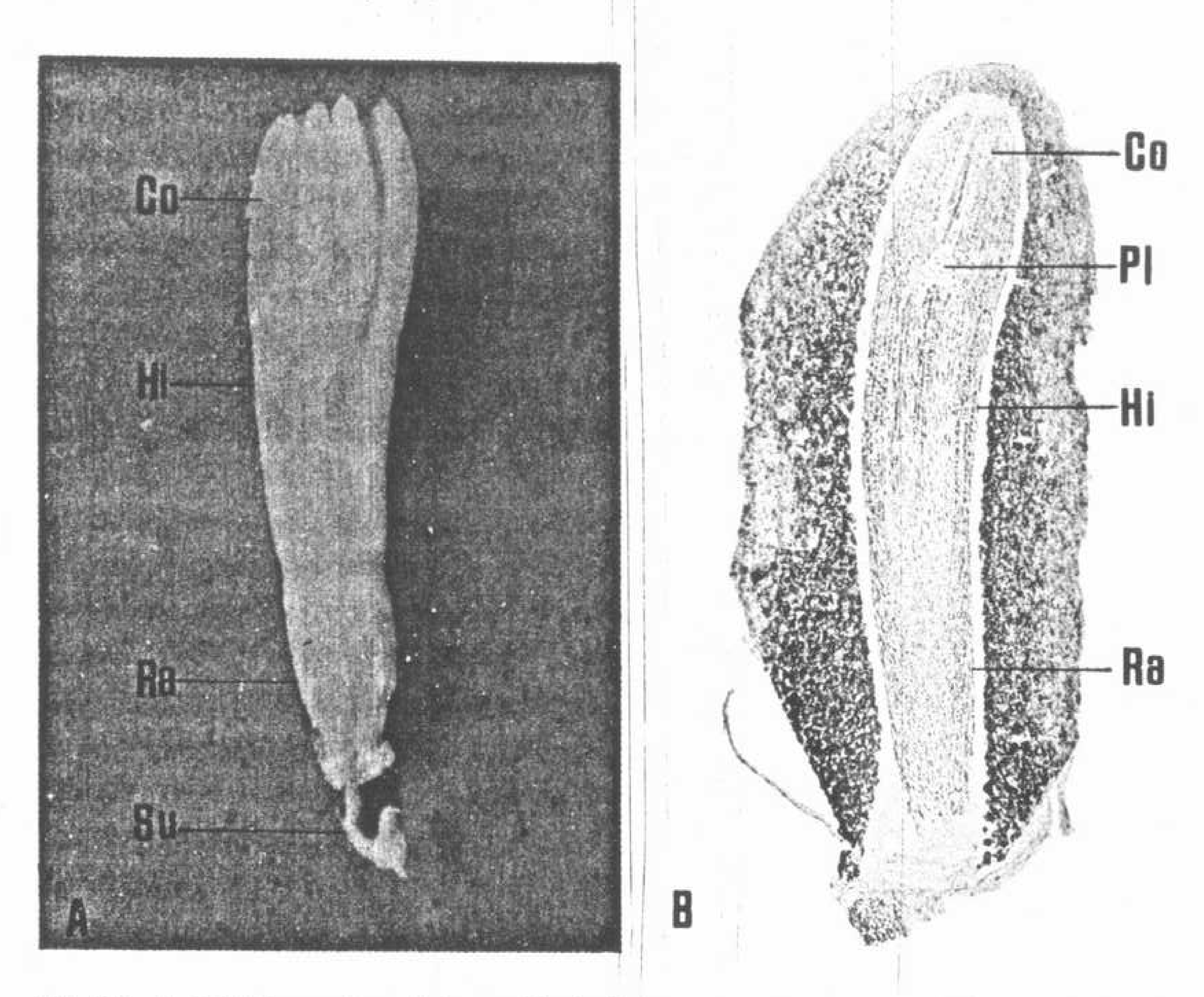


Fig. 77.- A, embrión maduro de la semilla de *Pinus* mostrando sus partes más importantes. B, corte longitudinal del embrión mostrando su estructura anatómica. Co, cotiledones; Hi, hipocótilo; Ra, radícula; Su, suspensor; Pl, plúmula.

EL GAMETOFITO FEMENINO

El gametofito femenino comúnmente llamado endospermo, es un tejido de consistencia carnosa cuyas células en el curso de su desarrollo han almacenado sustancias nutritivas, especialmente lípidos y proteínas (Fig. 78).

Las sustancias de reserva contenidas en el gametofito femenino servirán de alimento al embrión durante su germinación y en las primeras etapas de su crecimiento y desarrollo.

En los pinos como en las demás gimnospermas el gametofito femenino cromosómicamente es haploide, a diferencia del endospermo verdadero de las angiospermas el cual es triploide (Niembro, 1980). En el extremo micropilar del gametofito femenino se localiza el remanente del tejido nucelar, el cual en la semilla madura aparece como una pequeña cúpula papirácea de color castaño (Fig. 79).

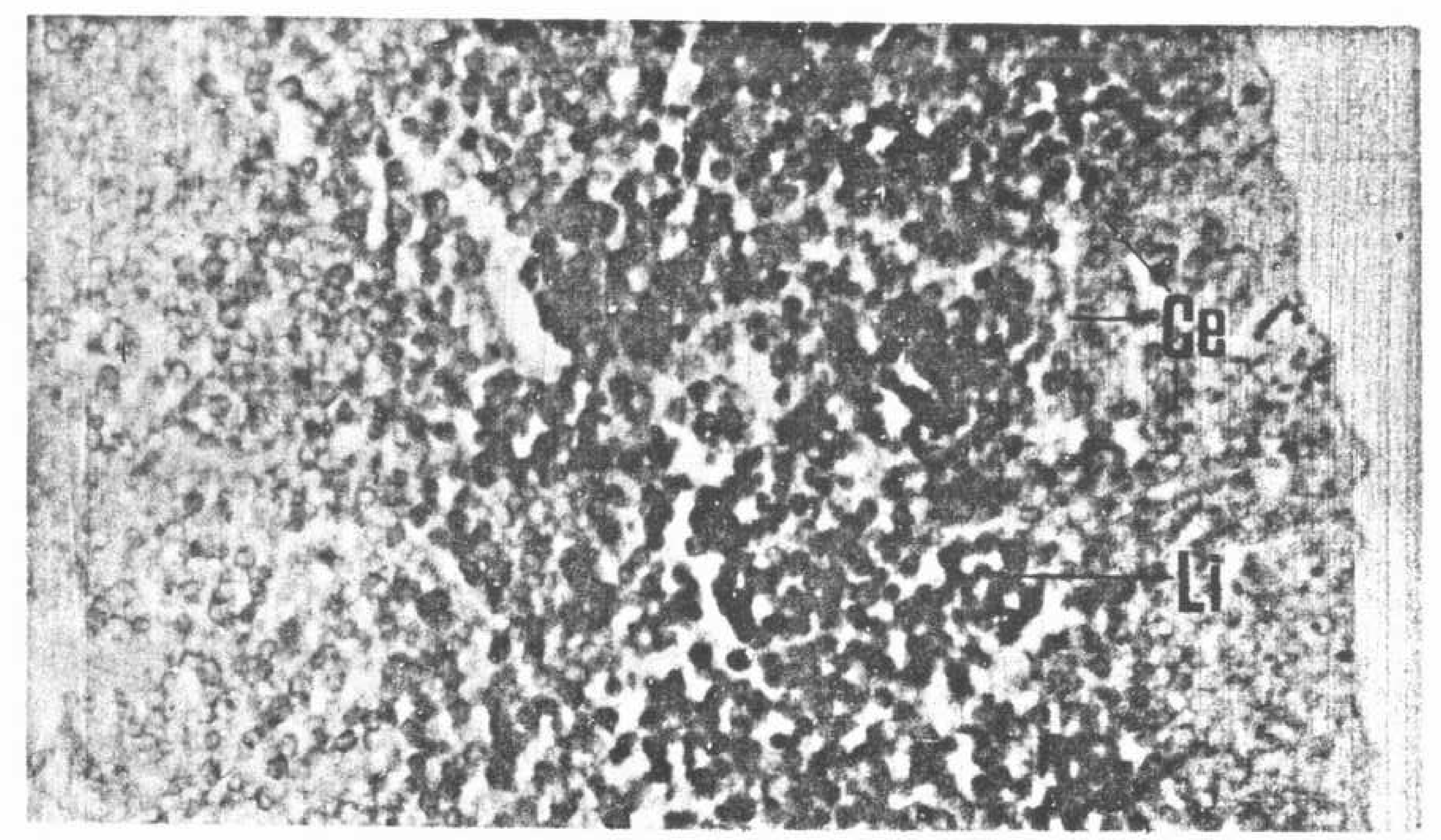


Fig. 78. Microfotografía del gametofito femenino de la semilla de *Pinus*. Obsérvense las substancias de reserva, lípidos principalmente, contenidas dentro de las células en forma de pequeñas esferas . Ce, células; Li, lípidos.

LOS TEGUMENTOS

Tanto el embrión como el gametofito femenino se encuentran firmemente rodeados por los tegumentos, los cuales aparte de proteger a estas estructuras, controlan la absorción de agua y oxígeno durante la germinación (Kozlowski y Gentile, 1959).

Los tegumentos se originan a partir de la pared del megasporangio la cual es diploide en su componente genético. De acuerdo con Mirov (1967) el tegumento externo en las semillas maduras se encuentra formado por hileras de células isodiamétricas las cuales durante su crecimiento y desarrollo se han ido lignificando hasta adquirir una consistencia leñosa, cuyo grosor varía de acuerdo con la especie. Las semillas de *Pinus cembroides, P. ayacahuite y P. maximartinezii* por ejemplo, están provistas de tegumentos gruesos y leñosos en comparación con las semillas de *P. chiapensis y P. monophylla* cuyos tegumentos son delgados y frágiles. En la gran mayoría de las especies la testa como también se le llama a los tegumentos es bastante resistente a la acción mecánica y su grosor normalmente varía entre 0.3 y 0.6 mm de grosor.

El color del tegumento externo varía entre las especies y dentro de la especie (Loock, 1950). Las semillas de *Pinus hartwegii, P. teocote y P. greggii* son de un color negro al llegar a la madurez, mientras que las semillas de *P. maximartinezii* son de color castaño.

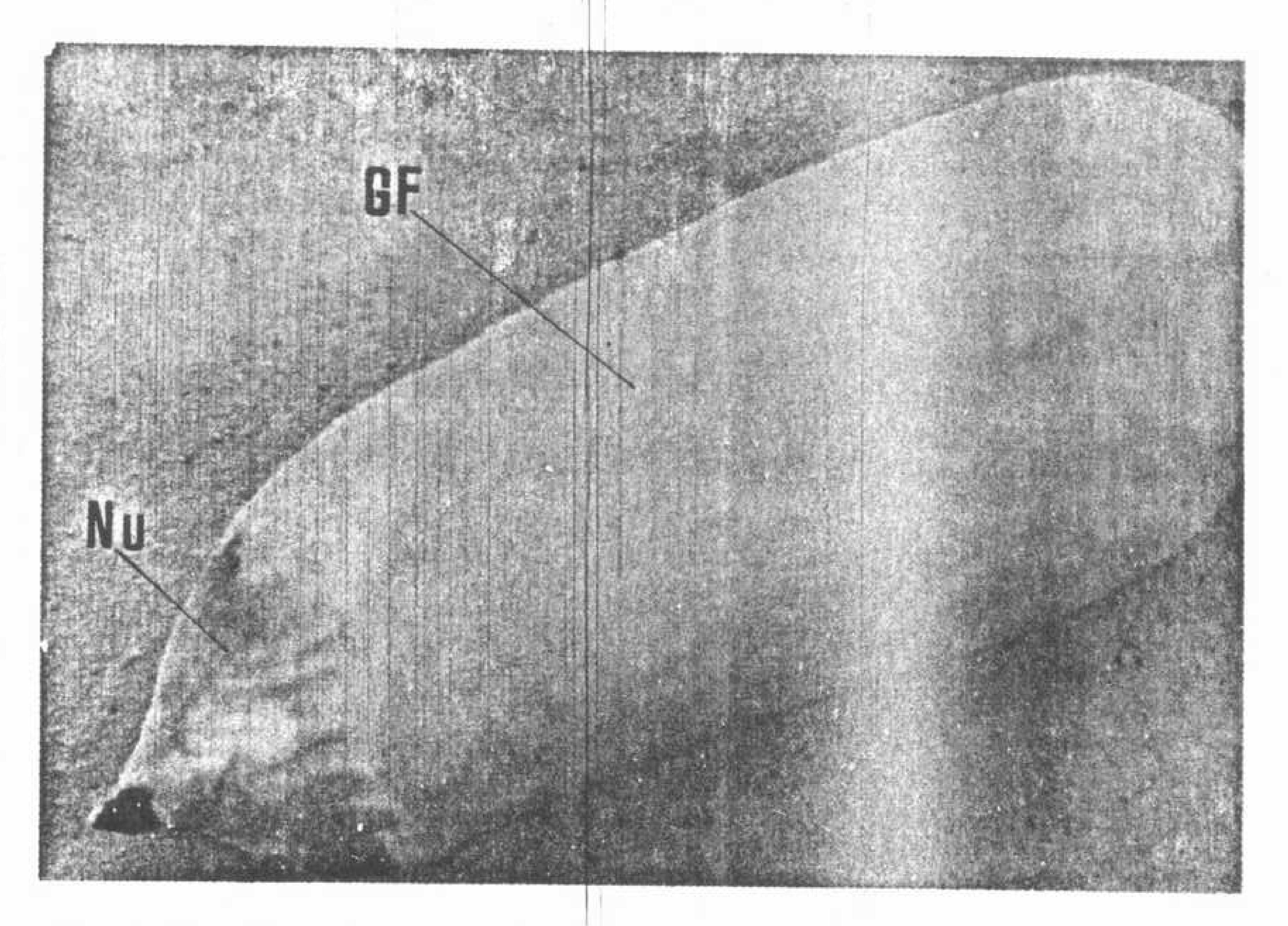


Fig. 79. Microfotografía del gametofito femenino maduro de *Pinus* mostrando en el extremo izquierdo los remanentes del tejido nucelar en forma de una cúpula papirácea de color castaño.

Las semillas procedentes de una especie en particular llegan a presentar diversos grados de coloración de la testa, sobre todo cuando proceden de localidades diferentes. De acuerdo con Dorman (1976) estas diferencias básicamente son de origen racial, aunque también pueden deberse a la presencia de diversos grados de madurez, los cuales afectan considerablemente la germinación (Niembro, 1978).

El tegumento interno es delgado y papiráceo debido a que gran parte de él fue absorbido por el gametofito femenino durante su crecimiento y desarrollo. Por lo general este tegumento es de color castaño y se encuentra firmemente adherido al cuerpo del gametofito femenino.

Desde el punto de vista de la alternancia de generaciones, la semilla de *Pinus* es el resultado de la combinación de dos generaciones esporofíticas y una generación gametofítica. La testa es diploide y constituye parte de la fuente materna; el gametofito femenino es haploide y el embrión es diploide y representa la futura generación esporofítica (Foster y Gifford, 1974).

GERMINACION, DESARROLLO Y ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTULAS

El hecho en sí de haberse formado la semilla no significa que el fenómeno de la reproducción sexual haya terminado. Con la formación de las semillas únicamente se ha completado una etapa más del ciclo reproductivo de los pinos, y dependiendo de los resultados obtenidos en los eventos posteriores a la dispersión, se completarán o no las últimas etapas del ciclo.

GERMINACION

La germinación consiste en el reinicio del crecimiento del embrión y su desarrollo en una plántula independiente. Con la germinación toma lugar el primero de una serie de eventos destinados a convertir al pequeño embrión en un árbol de gran tamaño (Kramer y Kozlowski, 1960).

Las semillas de la gran mayoría de las especies de pinos germinan normalmente durante la primavera del año siguiente a su dispersión (McLemore, 1959), aunque existen especies cuyas semillas no germinan hasta el segundo o tercer año después de haber sido dispersadas. Generalmente estas semillas van acompañadas de un estado de letargo que les impide germinar, hasta que las causas que lo han originado desaparecen por completo. El tipo y grado de letargo varía entre las especies, entre las fuentes geográficas de una misma especie y entre los lotes de una misma fuente (Krugman y Jenkinson, 1974).

El fenómeno de la germinación toma lugar al poco tiempo después de que la semilla ha absorbido agua a través del micrópilo. El primer indicio de la germinación se manifiesta con la ruptura de la testa cerca del extremo micropilar. Esta ruptura es causada en primer lugar por la presión de imbibición de agua y posteriormente por el crecimiento del embrión.

A medida que el embrión reinicia su crecimiento, la radícula es la primera en emerger de la semilla (Fig. 80a). En los pinos la germinación es epigea, es decir, los cotiledones se desarrollan sobre la superficie del suelo debido a la elongación del hipocótilo (Baker, 1950; Mirov, 1967; Kozlowski, 1971) (Fig. 80b, c).

Los procesos bioquímicos y fisiológicos que toman lugar durante la germinación han sido ampliamente tratados por Toole *et al* (1956); Koller *et al* (1962); Mayer *et al* (1962); Mayer y Poljakoff (1963); Black (1970); Kozlowski (1971); Mayer y Shain (1974); McDonough (1977).

La germinación no siempre toma lugar de manera normal, sino que a veces se llegan a presentar irregularidades como: germinación invertida, en la cual los cotiledones emergen primero que la radícula; formación de plántulas albinas, débiles o mucilaginosas; ruptura de la testa sin la emergencia del embrión (Kozlowski, 1971; Pollock y Ross, 1972; Wang, 1973). Por lo general este tipo de germinación produce plántulas que morirán al poco tiempo después de haber germinado.

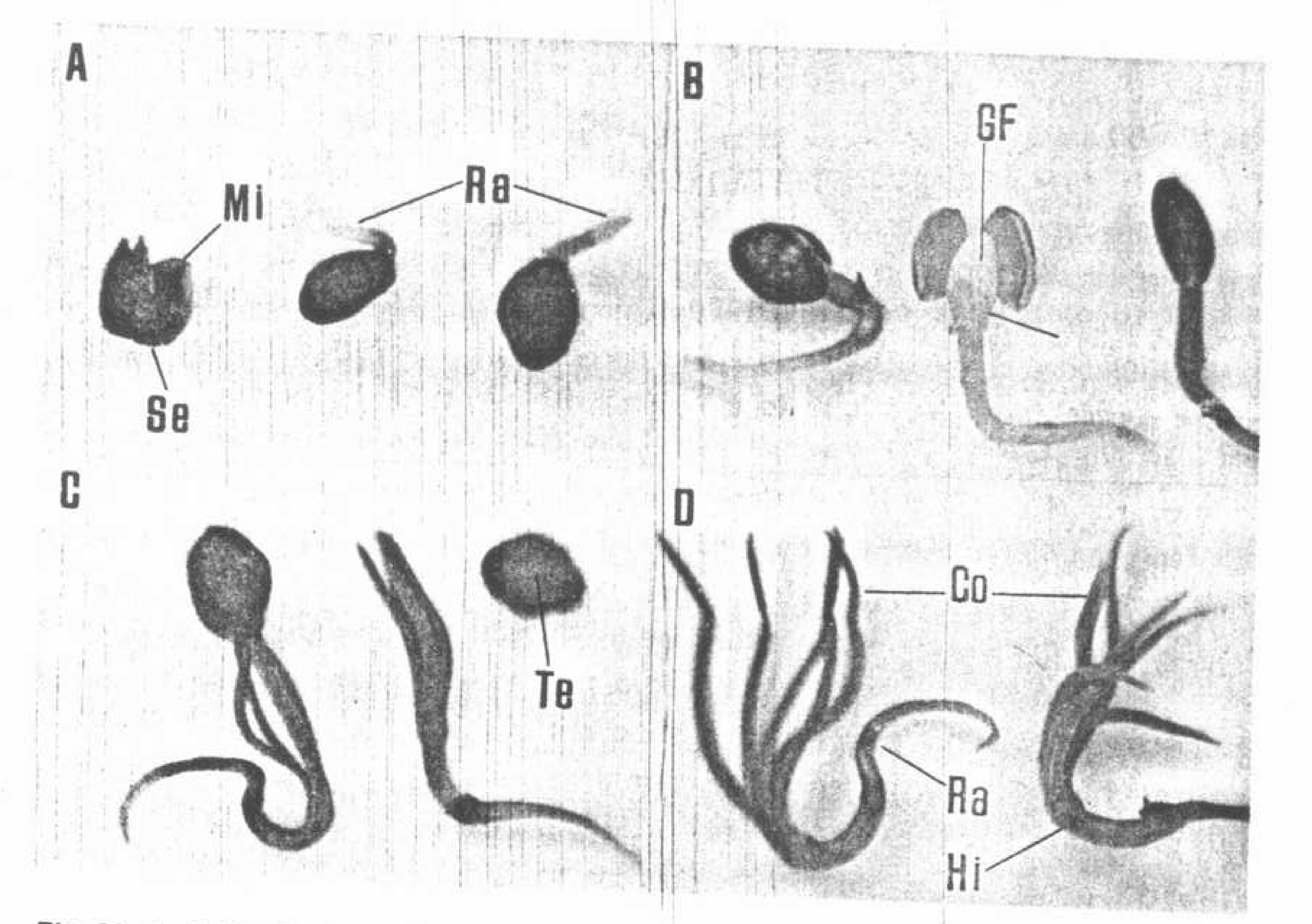


Fig. 80. A, B, C y D, secuencia de la germinación de las semillas de *Pinus montezumae*. **Se, semilla; Mi, micrópilo; Ra, radícula; Hi, hipocótilo; GF, gametofito femenino; Co, cotiledones, Te; testa.**

Antes de que tome lugar la germinación el pequeño embrión presenta una estructura muy simple, debido a que carece de hojas primarias y de un sistema vascular organizado. Durante el curso de la germinación van tomando lugar en el embrión diversos cambios morfogénicos, muchos de los cuales no son visibles externamente como el alargamiento y división mitótica de las zonas periféricas de la plúmula o epicótilo adyacente a los cotiledones, las cuales darán origen a las hojas primarias; la diferenciación del sistema vascular y la formación de los estomas (Sasaki y Kozlowski, 1969; Cecich y Horner, 1977).

A medida que transcurre la germinación, las reservas alimenticias contenidas en las células del gametofito femenino, van siendo asimiladas por el embrión en el curso de su crecimiento y desarrollo. La germinación llega a su término cuando el embrión se ha convertido en una plántula independiente facultada para sintetizar su propio alimento (Kozlowski, 1971) (Fig. 80d).

El tiempo requerido por las semillas de *Pinus* para germinar varía de acuerdo con la especie, aunque en términos generales la germinación se lleva a cabo en el curso de 12 a 30 días.

Los factores ambientales que mayor influencia ejercen en la germinación bajo condiciones naturales son la humedad, la temperatura, la luz, el oxígeno y las características del suelo donde se encuentre la semilla (Farrar y Fraser, 1953; Fraser y Farrar, 1953a, b, 1955; Pomeroy, 1949; Krugman *et al*, 1974; Waizel, 1970).

La humedad contenida en el suelo es necesaria para hidratar los coloides gelificados contenidos en las células del embrión y del gametofito femenino. La cantidad de agua que requieren las semillas para germinar varía de acuerdo con la especie, motivo por el cual es difícil de determinar, pero en términos generales un suelo que contenga un 40 por ciento de humedad es adecuado para que germinen normalmente la mayoría de las semillas de los pinos (Baker, 1950).

Debido a que el proceso de germinación va acompañado de una intensa actividad metabólica, es necesario un siministro continuo de oxígeno. Las semillas que han quedado cubiertas por el pasto o el ocochal, o bien que hayan caído en suelos bastante húmedos, por lo general no germinan a causa de la deficiencia de oxígeno que predomina en dichos lugares (Baker, 1950).

La temperatura es uno de los factores del medio más importantes que controlan la germinación de las semillas de los pinos (Hassis y Trupp, 1931; Baldwin, 1942; Fraser, 1970). La temperatura del suelo ejerce notable influencia en la germinación y en el crecimiento inicial de las plántulas. Los estudios de Kintigh (1949) demostraron que a medida que aumenta la temperatura del suelo se incrementa la actividad metabólica del embrión. Temperaturas arriba de la óptima ocasionan que las reservas del gametofito femenino sean consumidas con mayor rapidez y no sean debidamente asimiladas por el embrión. En consecuencia las plántulas resultantes son pequeñas y débiles. De igual manera las bajas temperaturas reducen la actividad metabólica del embrión, lo cual trae por resultado que al final de la germinación se encuentren porciones de tejido nutritivo sin ser utilizado.

La temperatura óptima de germinación varía entre las especies y entre las diferentes procedencias de la misma especie, por lo que desde el punto de vista práctico es sumamente importante conocer la temperatura óptima de germinación de las semillas de aquellas especies más importantes (Fraser, 1970).

En cierta medida la luz favorece la germinación de las semillas de los pinos (Nelson, 1940), aunque no necesariamente la requieren, puesto que en la práctica es usual cubrirlas con una capa de suelo la cual impide el paso de la luz (Mirov, 1967). Mas sin embargo, cuando la luz se aplica de manera experimental se manifiestan respuestas interesantes, como lo demostraron los experimentos de Toole *et al* (1960) en semillas de *Pinus virginiana.*

Estas semillas al ser expuestas a la luz roja se promueve su germinación, en cambio al estar en contacto con la radiación infrarroja su germinación se inhibe.

Las características del suelo donde se depositan las semillas ejercen notable influencia tanto en la germinación como en el posterior crecimiento y desarrollo de las plántulas. Lo anteriormente dicho básicamente se debe a las diferencias de temperatura, disponibilidad de agua y nutrientes, así como las facilidades que el suelo le brinde a la radícula para penetrar en su interior (Kozlowski, 1971).

Los estudios de Pomeroy (1949) demostraron que las semillas de los pinos germinan mucho mejor en aquellos suelos que han sido escarificados previamente por las actividades de corta y extracción, en comparación con aquellos suelos que han permanecido sin alteraciones, los cuales ofrecen pocas ventajas a la germinación. Lo anterior se debe a que un suelo escarificado proporciona a las semillas numerosos puntos de contacto favorables para que tome lugar la germinación, mientras que los suelos duros reducen la oportunidad para que la joven radícula encuentre una fisura por donde introducirse, motivo por el cual la mortalidad de las plántulas es mayor en estos suelos que en los que han sido escarificados de antemano.

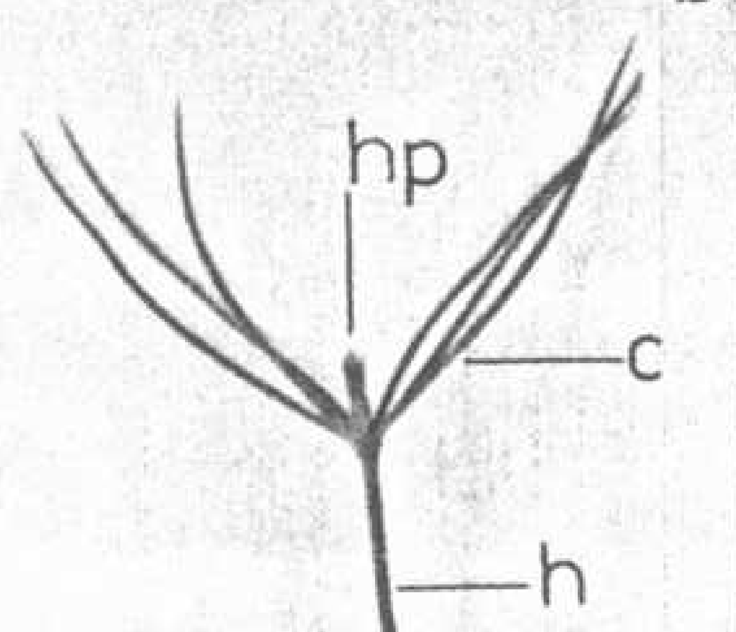
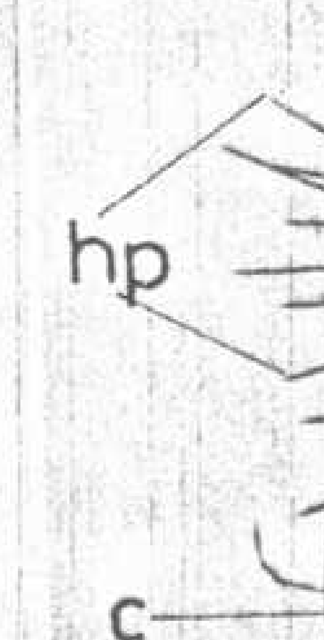
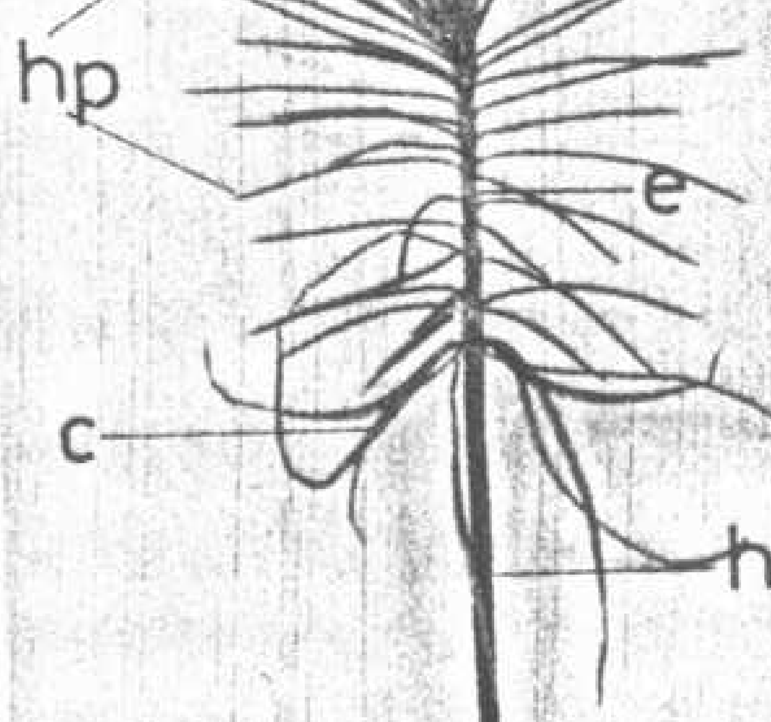
El tamaño de las semillas influye notablemente en su germinación y en el posterior desarrollo de las plántulas (Caballero, 1967; Niembro, 1978). Las semillas grandes superiores a la media de la población, presentan la tendencia a germinar con mayor rapidez y con mayor porcentaje que las semillas de mediano y pequeño tamaño. Sobre esta base se tiene la creencia que los árboles dominantes se originaron a partir de este tipo de semillas (Shoulders, 1961).

DESARROLLO

Después de la germinación las pequeñas plántulas presentan una consistencia frágil y quebradiza. En esta etapa inicial de desarrollo las plántulas carecen de estructuras especializadas así como de un sistema vascular completamente organizado.

En los pinos la germinación es precedida por el desarrollo secuencial de tres tipos de apéndices foliares: las hojas cotiledonares, las hojas primarias y las hojas secundarias (Kozlowski, 1971). Las hojas cotiledonares son las hojas del embrión y alcanzan su máximo grado de desarrollo durante la germinación.

Bajo condiciones favorables 2 ó 3 semanas después de la germinación se manifiesta el crecimiento del epicótilo con el consiguiente desarrollo de las hojas primarias (Tepper, 1964) (Figs. 81 y 82).

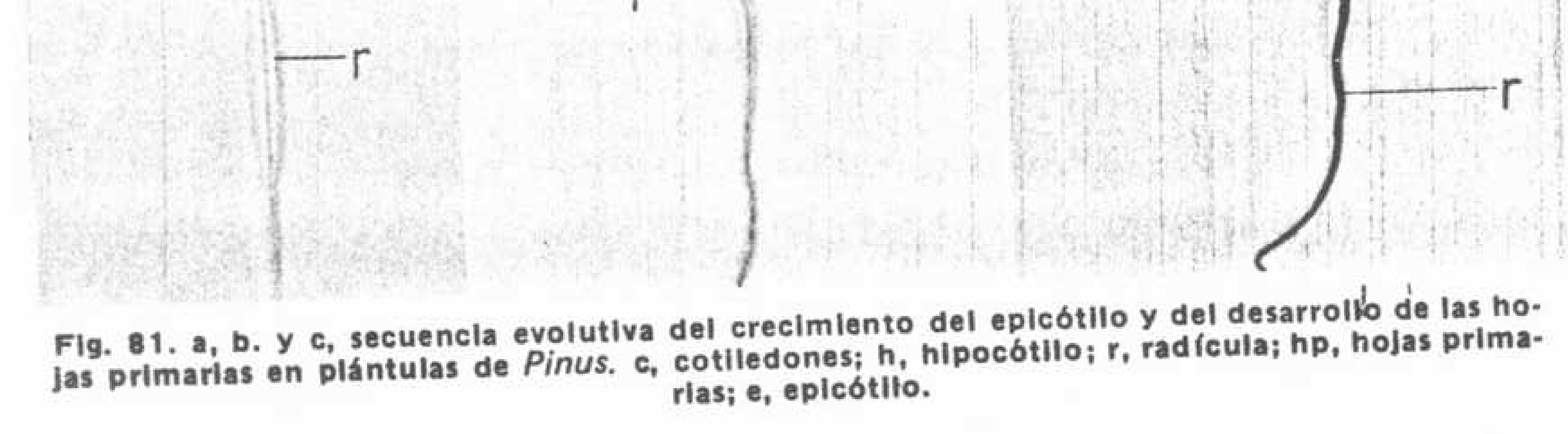


Fig. 81. a, b. y c, secuencia evolutiva del crecimiento del epicótilo y del desarrollo de las hojas primarias en plántulas de *Pinus*. c, cotiledones; h, hipocótilo; r, radícula; hp, hojas primarias; e, epicótilo.

A medida que las hojas primarias inician su crecimiento y desarrollo, en las axilas de algunas de estas hojas se producen los meristemos que posteriormente darán origen a las hojas secundarias. A partir de este momento las diferencias en la morfología y tasa de crecimiento y desarrollo de las plántulas de las diferentes especies de pinos comienza a ser evidente. Las hojas primarias crecen rápidamente, el epicótilo se torna más resistente y la radícula incrementa su tamaño y desarrollo (Baker, 1950).

La apariencia de las plántulas de *Pinus* durante las primeras etapas de su ciclo de vida varía entre las especies y contrasta enormemente con los individuos adultos de su misma especie (figs. 83, 84 y 85). Este contraste en gran parte se debe a las diferencias entre los cotiledones y las hojas primarias.

Las hojas primarias comprenden el tipo principal de hojas que tienen las plántulas durante la primera estación de crecimiento. Al iniciarse la segunda estación de crecimiento aparecen las hojas secundarias, mientras que las primarias se reducen a catafilos.

Las plántulas de algunas especies de pinos como *Pinus montezumae, P. michoacana, P. engelmanni, P. rudis, P. hartwegii* y algunas variedades de *P. pseudostro-*

Fig. 82. a, b, c y d, secuencia evolutiva del desarrollo de las hojas primarias en plántulas de *Pinus radiata*. c, cotiledones; hp, hojas primarias.

Fig. 83. Plántulas de pinos 12 semanas después de la germinación. a, *P. rudis;* b, *P. cooperi,* c. *P. durangensis;* d, *engelmanni.*

Fig. 84. Plántulas de pinos 24 semanas después de la germinación, a. *P. ayacahuite;* b, *P. michoacana;* c, *P. montezumae;* d, *P. pseudostrobus.*

Fig. 85. Plántulas de pinos 40 semanas después de la germinación, a, *P. contorta* **var.** *latifolia;* **b,** *P. oocarpa;* **c,** *P. patula;* **d,** *P. jeffreyi;* **e,** *P. greggii.*

bus (Mirov, 1967; Caballero, 1967), presentan durante los primeros años de su ciclo de vida alguna forma de estado cespitoso, el cual se caracteriza por el desarrollo de las hojas primarias y secundarias sin la elongación internodal de la yema apical. Este estado cespitoso se mantiene en la planta por espacio de varios años y su duración depende tanto de la especie, como de las condiciones de iluminación que rodean a la planta.

Las primeras etapas del desarrollo de las plántulas básicamente están constituídas por crecimiento primario. Este tipo de crecimiento da origen al tallo, a las hojas, a la raíz, así como a los frutos y las semillas en la planta madura.

Antes de que finalice la primera estación de crecimiento, se forma en la plántula el cambium vascular a partir de las células del procambium. Una vez constituido el cambium vascular toma lugar el crecimiento secundario. El crecimiento secundario o crecimiento en diámetro es el resultado de las divisiones de las células del cambium, para producir xilema hacia el interior y floema hacia el exterior.

A medida que la plántula incrementa en diámetro, la epidermis gradualmente va siendo reemplazada por la peridermis o corteza como vulgarmente se le llama (Esau, 1965). Con la formación de la peridermis el hipocótilo adquiere una consistencia leñosa y resistente, finalizando así el estado suculento de la plántula. A partir de este momento se termina un período durante el cual las plántulas son sumamente vulnerables a los daños provocados por damping-off, desecación, fuego, ataque de pájaros e insectos, pastoreo, etc.

ESTABLECIMIENTO

El establecimiento de las plántulas es sin duda una de las etapas más débiles que toman lugar en la dinámica de regeneración natural del bosque (Baker, 1950).

La mortalidad de las plántulas durante los primeros años de su vida, es el factor más importante que limita su establecimiento dentro de la comunidad. Los estudios de Sparhawk (1918) demostraron que aproximadamente el 80 por ciento del total de las plántulas producidas mueren por diferentes causas en el curso de su primer año de vida. Durante el segundo año el 50 por ciento del remanente del año anterior es eliminado. Al tercer año el 25 por ciento de las plántulas que logran sobrevivir durante el segundo año perecen. En el transcurso del cuarto año las pérdidas llegan a ser de un 16 por ciento, permaneciendo con vida aproximadamente el 6 por ciento del total de las plántulas originalmente producidas.

La susceptibilidad de las plántulas a los cambios bruscos de temperatura; desecación; ataque de plagas y enfermedades; competencia por espacio, luz y nutri-

mentos; fuego, pastoreo y actividades de corta y extracción de madera, son las causas principales que origina su mortalidad en condiciones naturales (Baker, 1950; Fowells, 1965).

Las plántulas que lograron establecerse dentro de la comunidad (Fig. 86), continuarán estando sujetas durante el resto de su vida a la presión de selección natural, la cual viene a ser la fuerza última que determina qué individuos tendrán la oportunidad de llegar a la etapa de madurez y reproducirse normalmente en el bosque.



Fig. 86. Establecimiento de la regeneración natural en un bosque de *Pinus hartwegii* en Zoquiapan, Edo. de México.

EL ESPOROFITO MADURO

La última etapa del ciclo reproductivo en *Pinus* la constituye el paso a la madurez de los nuevos individuos que se han incorporado al bosque. El paso a la madurez implica cambios en las características fenotípicas, así como la formación y desarrollo de órganos sexuales. El ciclo reproductivo llega a su término cuando los nuevos organismos comienzan a reproducirse normalmente. La importancia de este fenómeno es obvia, el paso a la madurez significa la participación dinámica de la planta dentro del proceso de regeneración natural del bosque, así como su evolución a través del tiempo y del espacio.

En las figuras 87 a 91 se presentan algunas especies de pinos mexicanos que han llegado a la madurez sexual mostrando su forma de crecimiento. Dicha forma varía de acuerdo con la especie y es modificada tanto por la variación del componente genético de cada individuo, como por las diferencias existentes en los sitios donde se les encuentra vegetando.

Las características morfológicas y anatómicas de los pinos mexicanos ya han sido ampliamente descritas por Shaw (1909); Standley (1920-25); Martínez (1948); Loock (1950); Eguiluz (1978).

Fig. 87. Esporofito maduro de a, *Pinus arizonica;* b, *P. ayacahuite* var. *brachyptera;* c, *P. ayacahuite* var. *Veitchiii;* d, *P. cembroides.*

Fig. 88. Esporofito maduro de a, *Pinus cooperi;* b, *P. douglasiana;* c, *P. durangensis;* d, *P. engelmanni.*

Fig. 89. Esporofito maduro de a, ***Pinus hartwegii;*** **b,** ***P. jeffreyi;*** **c,** ***P. leiophylla;*** **d,** ***P. lumholtzii.***



Fig. 90. Esporofito maduro de a, ***Pinus michoacana;*** **b,** ***P. monophylla;*** **c,** ***P. montezumae;*** **d,** ***P. oocarpa.***

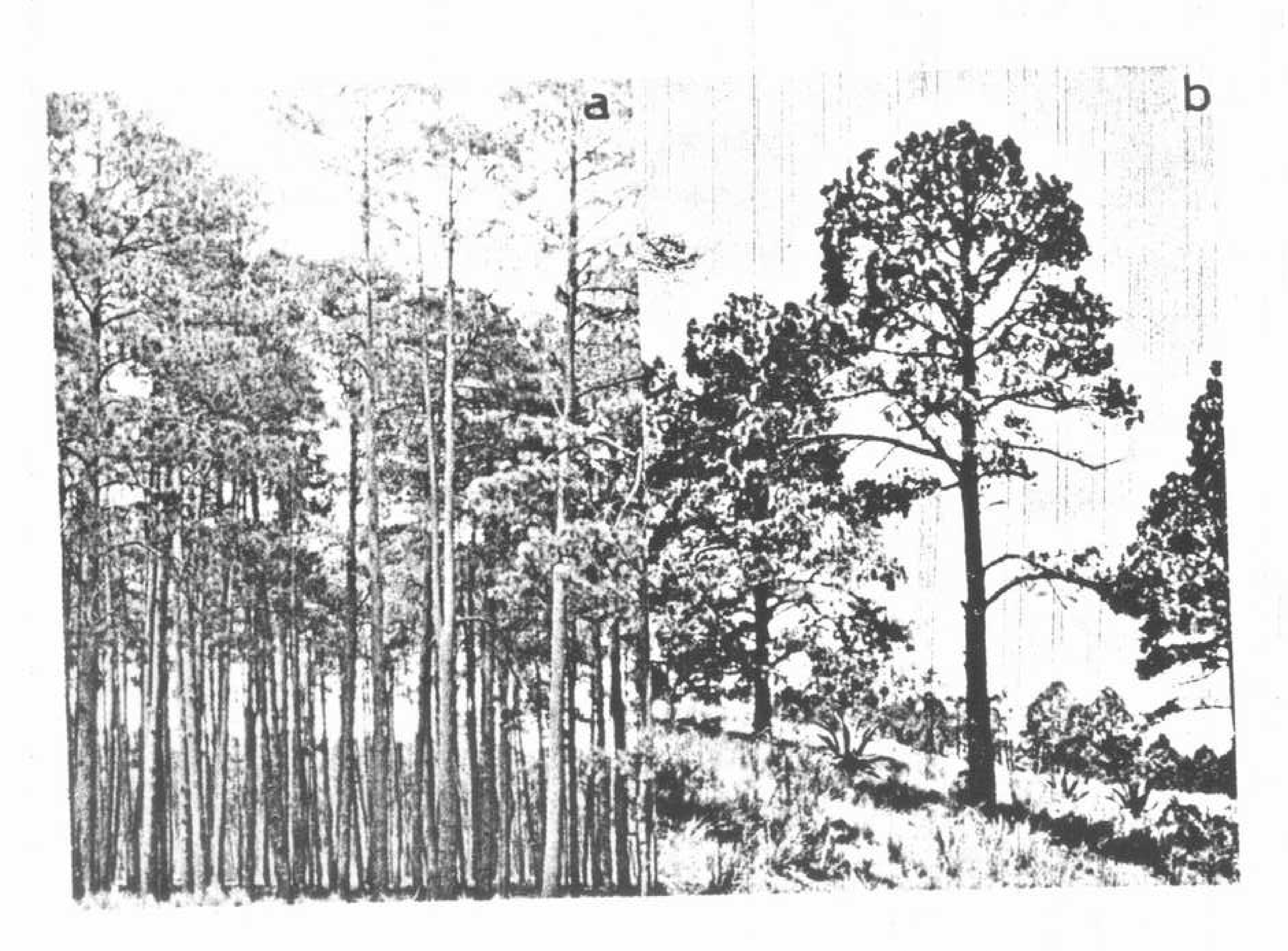


Fig. 91. Esporofito maduro de A, *Pinus pseudostrobus;* **B,** *P. rudis.*

IMPORTANCIA DE LA REPRODUCCION SEXUAL DE LOS PINOS EN DASONOMIA

Como se mencionó en un principio, los pinos son las coníferas de mayor importancia en el país. Lo anterior radica tanto en la gran diversidad de especies, como en los productos industriales y beneficios intangibles que de ellos se derivan.

Los pinos al igual que las demás especies forestales son organismos altamente organizados, provistos de complejos sistemas biológicos especialmente adaptados para llevar a cabo procesos fundamentales como reproducción, crecimiento, desarrollo, nutrición, etc., los cuales son necesarios para mantener su continuidad dentro del bosque (Kozlowski, 1962, 1971).

Para el investigador forestal el conocimiento integral de dichos procesos es básico para comprender la dinámica de regeneración, sucesión y evolución de las masas arboladas, a objeto de aplicar correctamente las técnicas y principios destinados al manejo, mejoramiento y aprovechamiento de los recursos forestales.

Sin lugar a dudas el fenómeno de la reproducción sexual en los pinos, visto aisladamente, no signifique mucho dentro de la actividad forestal. Mas sin embargo, lo anteriormente dicho no se justifica si consideramos que algunos aspectos del ciclo reproductivo como edad y época de floración; tiempo de polinización; duración de la receptividad de las flores; límites de cruzabilidad; épocas de maduración de los conos y dispersión de las semillas; condiciones de germinación de las semillas; hábitos de crecimiento y desarrollo de las plántulas; grado de heredabilidad de las características deseadas, etc., son algunos aspectos de primordial interés tanto para genetistas y mejoradores de árboles como para silvicultores.

El conocimiento de las diferentes etapas que constituyen el ciclo reproductivo de los pinos, permitirá optimizar algunos aspectos de los programas de mejoramiento genético forestal, relacionados con el manejo de áreas y huertos semilleros. Así mismo este conocimiento resulta de gran utilidad en las actividades prácticas de recolección de semillas destinadas básicamente a la producción masiva de plántulas con fines de reforestación o forestación de terrenos con diversos grados de alteración.

En la actualidad a pesar de los avances logrados en materia de propagación vegetativa en *Pinus*, los costos de producción de planta por vía agámica son superiores si

los comparamos con los medios convencionales de propagación por semillas actualmente utilizados. Básicamente las técnicas de reproducción asexual en los pinos están dirigidas hacia la propagación de fenotipos superiores destinados al establecimiento de huertos semilleros, cuya función es la de producir semillas genéticamente mejoradas, las cuales se utilizan para el establecimiento de plantaciones comerciales de alto rendimiento (Faulkner, 1975).

DISCUSION

La reproducción sexual en el género *Pinus* es un fenómeno complejo que debe de ser estudiado a fondo al menos en nuestras especies más importantes, si queremos optimizar la producción, mejoramiento genético y manejo de las semillas que producen.

El estudio de la biología de la reproducción en los pinos mexicanos es un campo difícil de abordar, sobre todo si consideramos la variación específica y ecotípica que presenta este género en México.

La gran diversidad de condiciones ambientales que se presentan en nuestro país, son en gran medida responsables de la variación en las respuestas fenológicas que toman lugar en las diversas especies de pinos, en particular de aquellas especies cuyos rangos de distribución natural tanto altitudinal como latitudinal son lo suficientemente amplios como para permitirlo.

Sobre la base de lo anterior, una de las alternativas a seguir para conocer con mayor exactitud las épocas en que toman lugar las diferentes etapas del ciclo reproductivo; así como su patrón de variación tanto intra como interespecífico, es la de llevar a cabo estudios fenológicos macroscópicos y microscópicos respecto a la formación y desarrollo de las estructuras reproductoras. Este tipo de estudios deberán de efectuarse a nivel regional, especialmente apoyados en ensayos de procedencias. La información derivada de estas investigaciones será de gran utilidad en trabajos relacionados con la silvicultura y mejoramiento genético de aquellas especies de pinos de mayor importancia.

El hecho de haber elegido al género *Pinus* como modelo en esta investigación, radica fundamentalmente en la importancia económica, ecológica y escénica que tiene en nuestro país.

El estudio que hemos presentado es de tipo básico dentro de la biología forestal, mas sin embargo, lo consideramos justificado si tomamos en cuenta la falta de información en este campo de la dasonomía en México, la cual ha venido limitando el aprovechamiento más integral de este valioso recurso forestal.

BIBLIOGRAFIA

Allen, R.M. 1953. Release and fertilization stimulate longleaf pine crop. Journal of Forestry 51:827.

Allen, G.S., and J.N. Owens. 1972. The life history of Douglas-fir. Information Canada, Ottawa, Canada.

Andresen, J.M. 1966. A multivariate analysis of the pinus chiapensis-monticola-strobus phylad. Reprinted from Rhodora, 68, 773.

Arnett, R.H., Jr., and D.C. Braungart. 1970. An introduction to plant biology. The C.V. Mosby Co., Saint Louis.

Bailey, D.K., and F.G. Hawsworth, 1979. Pinyons os the chihuahuan desert region, Phytologia 44:129-133.

Baker, F.S. 1950. Principles of silviculture. McGraw-Hill Book Co., N.Y.

Baldwin, H.I. 1942. Forest tree seed of the north temperate regions. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.

Barnes, R.L. 1964. Relations between nitrogen content and flowering in pine. Proc. Soc. Am. For. 47.

Barnes, R.L., and G.W. Bengtson. 1968. Effects of fertilization, irrigation, and cover cropping on flowering and on nitrogen and soluble sugar composition of slash pine. Forest Science 14: 172-180.

Barnett, J.P. 1978. Maduration of tree seeds. In: Proceedings Flowering and seed development in trees: A symposium. Mississippi State University.

Beal, J.M. 1934. Chromosome behavior in *Pinus banksiana* following fertilization. Botanical Gazette 95: 660-666.

Berlyn, G.P. 1962. Developmental patterns in pine polyembryony. American Journal of Botany 49: 327-333.

Bilan, M.V. 1960. Stimulation of cone and seed production in pole-size loblolly pine. Forest Science 6: 207-220.

Black, M. 1970. Seed germination and dormancy. Sci. Prog. 58: 379-393.

Boyer, W.D. 1966. Longleaf pine pollen dispersal. Forest Science 12: 367-368.

Boyer, W.D., and S.R. Evans. 1967. Early flowering in longleaf pine related to seed source. Journal of Forestry 65: 806.

Boyer, W.D. 1973. Air temperature, heat sums, and pollen shedding phenology of longleaf pine. Ecology 54: 420-426.

Boyer, W.D., and F.W. Woods. 1973. Date of pollen shedding by longleaf pine advanced by increased temperatures at strobili. Forest Science 19: 315-318.

Boyer, W.D. 1978. Heat accumulations: an easy way to anticipate flowering of southern pines. Journal of Forestry 76: 20-23.

Bramlett, D.L., and R.P. Belanger. 1976. Fertilizer and phenotypic selection increase growth and flowering of young Virginia pine. Forest Science 22: 461-467.

Bramlett, D.L., E.W. Belcher, Jr., G.L. De Barr, G.D. Hertel, R.P. Karrfalt, C.W. Lantz, T. Miller, K.D. Ware, and H.O. Yates III. 1977. Cone analysis of southern pines, a guidebook. General Technical Report SE-13. USDA-Forest Service.

Bramlett, D.L., and C.H. O'Gwynn. 1980. Recognizing developmental stages in southern pine flowers. The key to controlled pollination. Southeastern forest Exp. Sta. Asheville, North Carolina. Forest Ser. Gen. Tech. Rep. SE-18.

Brown, I.R. 1971. Flowering and seed production in grafted clones of scots pine. Silvae Genetica 20: 121-132.

Buchholz, J.T. 1918. Suspensor and early embryo of *Pinus.* Botanical Gazzette *66:* 185-228.

Buchholz, J.T. 1946. Volumetric studies of seeds, endosperms and embryos in *Pinus ponderosa* during embryonic differentiation. Botanical Gazette 118: 232-244.

Caballero, D.M. 1967. Efectos del tamaño de semilla y de tres tipos de sustrato en la germinación y desarrollo inicial de *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* (Martínez). INIF. Bol. Téc. No. 23.

Caballero, D.M. 1967. Estudio comparativo de dos especies de pinos mexicanos *(Pinus pseudostrobus* Lindl. *y P. montezumae* Lamb.) con base en características de plántula y semilla. INIF. Bol. Téc. No. 20.

Campbell, T.E. 1955. Freeze damages shortleaf pine flowers. Journal of Forestry 53: 452.

Cayford, J. H., and J.M. Jarvis. 1967. Fertilization with ammonium nitrate improves red pine seed production. Journal of Forestry 65: 402-403.

Cecich, R.A., and H.T. Horner, Jr. 1977. An ultrastructural and microspectrophotometric study of the shoot apex during the initiation of the first leaf in germinating *Pinus banksiana.* Amer. J. of Bot. 64: 207-222.

Cecich, R.A. 1978. Ovule development and abortion in *Pinus banksiana.* In: Proceedings flowering and seed development in trees: A symposium. Mississippi State University.

Cecich, R.A. 1981. Forestry Sciences Laboratory, North Central Forest Experiment Station, Rhinelander, Wisconsin. Comunicación personal.

Clare, T.S., and G.R. Johnstone. 1931. Polyembryony and germination of polyembryonic coniferous seeds. Amer. J. of Bot. 18: 674-683.

Coulter, J.M., and C.J. Chamberlain. 1917. Morphology of gymnosperms. Univ. Chicago Press, Chicago.

Crocker, W., and Barton, L.V. 1953. Physiology of seeds. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass.

Cronquist, A. 1974. Introducción a la botánica. CECSA, México.

Chamberlain, C. J. 1935. Gymnosperms: Structure and evolution. Univ. Chicago Press, Chicago.

Chowdhury, C.R. 1962. The embriogeny of conifers: A review. Phytomorphology 12: 313-338.

Christiansen, H. 1973. On the anatomy of pollen grains of *Picea* and *Pinus.* Starch compartments built into cytoplasmic mantles. Silvae Genetica 22:191- 196.

De Barr, G.L. 1969. The damage potential of a flower thrips in slach pine seed orchards. Journal of Forestry 67: 326-327.

De Barr, G.L. 1970. Characteristics and radiographic detection of seed bug damage to slash pine seed. The Florida Entomologist 53: 109-117.

De Barr, G.L. and B.H. Ebel. 1973. How seedbugs reduce the quantity and quality of pine seed yields. Proc. 12th South. For. Tree Improv. Conf.

De Barr, G.L., and B.H. Ebel. 1974. Conelet abortion and seed damage of shortleaf and loblolly pines by a seedbug. Forest Science 20: 165-170.

De Barr, G.L., and P.P. Kormanik. 1975. Anatomical basis for conelet abortion on *Pinus echinata* following feeding by *Leptoglossus corculus.* (Hemiptera: Coreidae). Canad. Ent. 107: 81-86.

Dewers, R.S., and D,M. Moehring. 1970. Effect of soil water stress on initiation of ovulate primordia in loblolly pine. Forest Science 16: 219-221.

Dorman, K. W., and J.C. Barber. 1956. Time of flowering and seed ripening in southern pines. Southeastern For. Exp. Sta. Pap. No. 72.

Dorman, K.W. 1976. The genetics and breeding of southern pines. Agriculture Handbook No. 471. USDA, Forest Service.

Doyle, J., and M.O.'Leary. 1935. Pollination in *Pinus.* Scien. Proc. Roy. Dubl. Soc. 21: 181-190.

Duffield, J.W. 1953. Pine pollen collection dates-annual and geographic variation. U.S. For. Service. Calif. For. and Range Exp. Sta. For. Res. Note No. 85.

Ebel, B.H. 1961. Thrips injure slash pine female flowers. Journal of Forestry 59: 374-375.

Echols, R.M., and F. Mergen. 1956. Germination of slash pine pollen *in vitro.* Forest Science 2: 322-327.

Eguiluz, P.T. 1977. Los pinos del mundo. Departamento de Bosques, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.

Eguiluz, P.T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis Profesional, U.A.CH., Chapingo, México.

Eggler, W.A. 1961. Stem elongation and time of cone initiation in southern pines. Forest Science 7: 149-158.

Emig, W.H. 1931. The megagametophyte of *Pinus*. Science 74: 337-338.

Emig, W.H. 1935. The megagametophyte of *Pinus* I. Introduction. Amer. J. of Bot. 22: 500-503.

Esau, K. 1965. Plant anatomy. John Wiley & Sons, Inc. N.Y.

Farrar, J.L., and J.W. Fraser. 1953. Germination of jack pine seed on humus. Can. Dept. Res. and Dev. For. Br. Silv. Leaf. 88.

Faulkner, R. 1975. Seed orchards. Forestry Commission Bulletin No. 54. London.

Fechner, G.H. 1978. The biology of flowering and fertilization. In: Proceedings flowering and seed development in trees: A symposium. Mississippi State University.

Ferguson, M.C. 1901. The development of the egg and fertilization in *Pinus strobus.* Ann. Bot. 15: 435-479.

Flores Calderón, E. 1970. Determinación de los ciclos de semillación de los pinos ponderosa del estado de Chihuahua. Bosques, México.

Foster, A.S., and E.M. Gifford, Jr. 1974. Comparative morphology of vascular plants. W.H. Freeman and Co., San Francisco.

Fowells, H.A. 1965. Silvics of forest trees of the United States. U.S. Dep. Agric., Agric., Handbook 271.

Fowler, D.P; 1965. Natural self-fertilization in three jack pines and its implication in seed orchard management. Forest Science 11: 55-58.

Fraser, J.W., and J.L. Farrar. 1953a. Effect of watering, shading, seedbed medium, and depth of sowing on jack pine germination. Can. Dept. Res. and Dev. For. Br. Silv. Leaf. 90.

Fraser, J.W., and J.L. Farrar. 1953b. Effect of shade on Jack pine germination. Can Dept. Res. and Dev. For. Br. Silv. Leaf. 88.

Fraser, J.W., and J.L. Farrar. 1955. Effect of watering, shading, medium and depth of sowing on red pine germination. Can. Dept. Northern Affairs and National Resources. For. Br. For. Res. Div. Tech. Note 15.

Fraser, J.W. 1970. Cardinal temperatures for germination of white, red and jack pine seed. Petawawa Forest Experiment Station. Information report PS-X-15, Ontario, Canada.

Giertych, M.M. 1967. Analogy of the differences between male and female strobiles in *Pinus* to the differences between long-and short day plants. Can. J. of Botany 45: 1907-1910.

Gifford, E.M., and N.T. Mirov, 1960. Initiation and ontogeny of the ovulate strobilus in ponderosa pine. Forest Science 6: 19-25.

Goyer, R.A., and L.H. Nachod, 1976. Loblolly pine conelet, cone, and seed orchard. Forest Science 22: 386-391.

Gravatt, A.R., D.H. Latham, L.W.R. Jackson, G.Y. Young, and W.C. Davis. 1940. Multiple seedlings of pines and Douglas-fir. Journal of Forestry 38:818.

Greene, J.T., and H.D. Porterfield. 1962. Selection and progeny testing for early cone production in loblolly and slash pines. In: Proc. Forest Genetics workshop, Macon, Georgia.

Greene, J.T., and J.N. Taylor. 1974. Stimulation of flowering in loblolly, slash and shortleaf pines. In: Proc. of a coloquium seed yield from southern pine seed orchards. Goergia Forestry Center.

Greenwood, M.S. 1977. The role of dormancy in the development of male and female strobili of loblolly pine. Forest Science 23: 373-375.

Hagman, M., and L. Mikola. 1963. Observations on cross-,self-,and inter-specific pollination in *Pinus peuce* Griseb. Silvae Genetica 12: 73-79.

Hanover, J.W. 1973. Morphology of conifer pollen as revealed by the scaning electron microscope. Forest Science 19: 263-265.

Hare, R.C., E.B. Snyder, and R.C. Schmidtling. 1977. Longleaf pine flowering in response to nitrogen fertilization, branch girdling, growth substances, and cultivation. In: Proceedings of the thirteenth Lake States Forest Tree Improvement Conference. University of Minnesota, St Paul MN.

Hare, R.C. 1978. Promoting flowering in loblolly and slash pine with branch, bud, and fertilizer treatments. In: Proceedings flowering and seed development in trees: A symposium. Mississippi State University.

Hassis. F.W., and A.C. Trupp. 1931. Temperature relations of lodgepole pine seed germination. Ecology 12: 728-744.

Heimburger, C.C., and D.P. Fowler. 1969. Precocious flowering in some pines of Lariciones group. Silvae Genetica 18: 146-150.

Hodgkins, E.J. 1952. Effect of different heat treatments upon the viability and vigor of pine pollen. Journal of Forestry 50: 450-452.

Hoekstra, P.E., and F. Mergen. 1957. Experimental induction of female flowers on

young slash pine. Journal of Forestry 55:827-831.

Holman, R.M., and W.W. Robbins. 1939. A texbook of general botany. John Wiley and Sons, Inc., N.Y.

INIF/FAO. 1967. Seminario y viaje de estudios de coníferas latinoamericanas. Pub. Esp. No. 1. México.

Jacobs, A.W. 1924. Polyembrionism in sugar pine. Journal of Forestry 22:573-574.

Jackson, D.I., and G.B. Sweet, 1972. Flower initiation in temperate woody plants. New Zealand Forest Service, Reprint No. 58.

Johnson, H. 1976. Contributions to the genetics of the empty grains in the seed of pine *(Pinus sylvestris)*. Silvae Genetica 25: 10-15.

Johnson, L.C., and W.B. Critchfield. 1978. The production of functional pollen and ovules by pine seedlings less than 1 year old. Forest Science 24: 467-468.

Johnstone, A.R. 1936. Multiple pine seedlings. Science 84: 330.

Johnstone, A.R. 1940. Further studies on polyembryony and germination of polyembrionic pine seeds. Amer. J. of Botany 27: 808-811.

Kamienska, A., and R.P. Pharis. 1975. Endogenous gibberelins of pine pollen. II. Changes during germination of *Pinus attenuata, P. coulteri,* and *P. ponderosa.* Plant Physiology 56: 655-659.

Kamra, S.K. 1964. Determination of seed quality by X-rays. Reprinted from Advancing Frontiers of Plant Science. 9: 119-130.

Kamra, S.K. 1974c. Recent developments and applications of x-ray radiography in seed testing and research. Proc. Seed X-ray Symp., Macon, Ga.

Kintigh, R.G. 1949. Some effects of temperature on germination and development of pinyon pine. Journal of Forestry 47: 622-626.

Koller, D., Mayer., A.M., Polkakoff-Mayber, A., and Kein, S. 1962. Seed germination. Ann. Rev. Plant Physiol. 13: 437-464.

Konar, R.N., and Y.P. Oberoi. 1969. Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads- a review. Bot. Rev. 35: 89-116.

Kozlowski, T.T., and A.C. Gentile, 1959. Influences of the seed coat on germination, water absorption, and oxygen uptake of eastern white pine seed. Forest Science 5: 389-395.

Kozlowski, T.T., 1971. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. In: Growth and development of trees. Academic Press, N.Y.

Kozlowski, T.T. 1962. Tree Growth. The Ronald Press Co., N.Y.

Kramer, P.J., and T.T. Kozlowski. 1960. Physiology of trees. McGraw-Hill Book Co., N.Y.

Kriebel, H.B. 1970. Embryo developmental heredity barriers in the white pines. In: Sexual reproduction of forest trees. Vol. I. Finnish For. Res. Inst., Helsinki.

Krugman, S.L., and T.W. Koeber. 1969. Effect of cone feeding by *Leptoglossus Occidentalis* on ponderosa pine seed development. Forest Science 15: 104-111.

Krugman, S.L. 1970. Incompatibility and invariability systems among some western north american pines. In: Sexual reproduction of forest trees. Vol. II. Finnish For. Res. Inst., Helsinki.

Krugman, S.L., and J.L. Jenkinson. 1974. *Pinus* L. In: Seeds fo woody plants in United States. Handbook No. 450. USDA, Forest Service.

Krugman, S.L., William I. Stein, and D.M. Schmitt. 1974. Seed biology. In: Seeds of woody plants in United States. Handbook No.450. USDA, Forest Service.

Little, E.L., Jr. 1962. Key to mexican species of pines. Caribbean Forester 23, No. 2. 10p.

Little, E.L., Jr. Variación y evolución en los pinos mexicanos. En: Seminario y viaje de estudios de coníferas latinoamericanas. INIF/FAO, México.

Long, E.M., J.P., van Buijtenen, and J.F. Robinson. 1974. Cultural practices in southern pine seed orchards. In: Proc. of a colloquium seed yiel from southern pine seed orchards. Georgia Forestry Center.

Loock, E.E.M. 1950. The pines of Mexico and British Honduras. Dept. Agr. And for. Bull. 26 South Africa.

Lyons, L.A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones *(Pinus resinosa* Ait.) Canadian Journal of Botany 34: 27-36.

Madrigal, S.X., y Miguel C. Deloya. 1969. Una nueva especie de pino en México. INIF, Bol. Téc. No. 26. México.

Martínez, M. 1948. Los pinos mexicanos. Botas. México.

Mayer, A.M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. Germination of seeds. Pergamon. London.

Mayer, A.M., and Y. Shain. 1974. Control of seed germination. Ann. Rev. of Plant Physiol. 25: 167-193.

McDonough, W.T. 1977. Seed physiology. Intermountain Forest and Range Exp. Sta. Forest Sciences Lab. Logan, Utah.

McLemore, B.F. 1959. Cone maturity affects germination of longleaf pine seed. Journal of Forestry 57: 648-650.

McLemore, B.F., and H.J. Derr. 1965. Longleaf pine cone maturity is independent of pollination date. Silvae Genetica 14:133.

McLemore, B.F. 1976. Viable seed from shortleaf pine 13 months old. Silvae Genetica 24: 25-26.

McWilliam, J.R 1958. The role of the micropyle in the pollination of *Pinus.* Bot. Gaz. 120: 109-117.

McWilliam, J.R., and F. Mergen. 1958. Cytology of fertilization in *Pinus* Bot. Gaz. 119: 246-249.

McWilliam, J.R. 1959a. Effect of temperature on pollen germination of *Pinus* and its bearing on controlled pollination, Forest Science 5: 10-17.

McWilliam, J.R. 1960. Pollen germination of *Pinus* as affected by the environment. Forest Science 6: 26-39.

Mergen, F., and S.G. Cutting. 1957. Male flowers on one-year-old Mugo pine seedlings. Forest Science 3: 355-356.

Mergen, F., and L.E. Koerting. 1957. Initiation and development of flower primordia in slash pine. Forest Science 3: 145-155.

Mergen, F. 1961. Natural and induced flowering in young pines. Proc. Sixth So. Conf. For. Tree Improvement.

Mergen, F., G.R. Stairs, and E.B. Snyder. 1963. Microsporogenesis in *Pinus echinata* and *P. taeda.* Silvae Genetica 12: 127-129.

Milan, S. 1978. Precocious flower induction in *Pinus sylvestris* by grafting. In: Proc. flowering and seed development in trees: A symposium Mississippi State University.

Mirov, N.T. 1956. Photoperiod and flowering of pines. Forest Science 2: 328-332.

Mirov, N.T. 1967. The genus *Pinus*. The Ronald Press Co., N.Y.

Namkoong, G. 1960. Female flowers on one-year-old pitch pine. Forest Science 6: 163.

Nelson, M.L. 1940. Ligth influences germination of southern pine seed. South. For. Exp. Sta. Notes 31.

Nelson, M.L. 1941. Polyembryony in seeds of southern pines. Journal of Forestry 39: 959-960.

Niembro, A., M. A. Musalem, and H. Ramírez. 1978. Effect of size and color of *Pinus hartwegii* seeds on germination. In: Proc. Flowering and seed development in trees: A symposium Mississippi State University.

Niembro, A. 1980. Diseminación natural de especies forestales mexicanas. En: Memoria de la Reunión sobre Problemas en Semillas Tropicales. INIF-ISTA-IUFRO. México (en prensa).

Niembro, A. 1980. Reproducción sexual en especies forestales. Departamento de Bosques, U.A.CH. Chapingo. México.

Niembro, A. 1981. Caracterización anatómica y morfológica de semillas forestales. SFF-SARH.

Owens, J.N., and M. Molder. 1978. The time and patterns of cone differentiation in western north american conifers. In: Proc. flowering and seed development in trees: A symposium Mississippi State University.

Patiño, V.F. 1973. Flowering, fruiting, cone colection and some aspects from seeds on the mexican pines. International Symposium on seed processing. Vol. II, pap. No. 22, Bergen, Norway.

Patiño, V.F. 1975. Produccion de semillas forestales. Bosques y Fauna 12: 41-45.

Pharis, R.P., and Morf, W. 1968. Physiology of gibberellin-induced flowering in conifers. In: Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. Runge Press, Ottawa.

Pharis, R.P. 1977. Flowering promotion in the pinaceae. In: Proc. of the sixteenth of the Canadian Tree Improvement Association: Part 1. University of Manitoba, Winnipeg, Canada.

Pharis, R.P. 1977. Promotion of flowering in the pinaceae by hormones a reality. In: Proc. of the thirteenth Lake States Forest Tree Improvement Conference. University of Minnesota, St. Paul, MN.

Pijl, van der. L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.

Pollock, B.M., and E.E. Ross. 1972. Seed and seedling vigor. In: T.T. Kozlowski, Ed, Seed Biology, Vol. I. Academic Press, N.Y.

Pomeroy, K.B. 1949. The germination and initial stablismenth of loblolly pine under various soil conditions. Journal of Forestry 47: 541-543.

Rehfeldt, G.E., A. Rstage, and R.T. Bingham. 1971. Strobili development in western white pine: periodicity, prediction, and association whith weather. Forest Science 17: 454-461.

Reines, M., and J.T. Greene. 1958. Early cone production in Loblolly pine. Journal of Forestry 56:855.

Righter, F.I. 1939. Early flower production among the pines. Journal of Forestry 37: 935-938.

Robert, M.F. 1978. Un nouveau pignon mexicain: *Pinus johannis* Adansonia 18: 365-373.

Robinson, L.W., and Wareing, P.F. 1969. Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species. New Phytol. 68: 67-68.

Robbins, W.R. 1957. Physiological aspects of aging in plants. Amer. J. of Botany 44: 289-294.

Roeser, J. Jr. 1941. Some aspects of flower and cone production in ponderosa pi-

ne. Journal of Forestry 39: 534-536.

Rzedowski, J. 1964. Una nueva especie de pino piñonero del estado de Zacatecas (México), Ciencia 23: 17-20.

Sarvas, R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris. Commun. Ins. For. Frenn.* 53: 1-198.

Sasaki, S., and Kozlowski, T.T. 1969. Utilization of seed reserves and currently produced photosynthates of embryonic tissues of pine seedlings. Ann. Bot (London) 33: 472-482.

Schmitdtling, R.C. 1971. Cultivating and fertilizing stimulate precocious flowering in loblolly pines. Silvae Genetica 20: 220-221.

Shaw, R.G. 1909. The pines of Mexico. Arnold Arboretum No. 1. Boston.

Shoulders, E. 1961. Effect of seed size on germination, growth, and survival of slash pine. Journal of Forestry 59: 363-365.

Shoulders, E. 1968. Fertilization increases longleaf and slash pine flower and cone crops in Louisiana. Journal of Forestry 66: 193-197.

Smith, L.F. 1966. Early flowering in longleaf pine. Journal of Forestry 64: 198-199.

Smith, W.H., and R.N. Konar. 1968. Initiation of ovulate strobili in cotyledon-stage seedlings of *Pinus elliottii.* Canadian J. of Botany 47: 624-626.

Snow, A.G., Jr., Dorman, K.W., and Schopmeyer, C.S. 1943. Developmental stages of female strobili in slash pine. Journal of Forestry 41: 922-933.

Sorensen, F., and R.S. Miles. 1974. Self pollination effects on Douglas-fir and ponderosa pine seedlings and seeds. Silvae Genetica 23: 135-138.

Sparhawk, W.N. 1918. Effect of grazing upon western yellow pine reproduction in central Idaho. U. S. Dept. Agric. Bul. 738.

Sprague, J., J.B. Jett, and B. Zobel. 1978. The management of southern pine seed orchards to increase seed production. In: Proc. flowering and seed development in trees: A symposium Mississippi State University.

Spurr, A.R. 1949. Histogenesis and organization of the embryo in *Pinus strobus* L. Amer. J. of Bot. 36: 629-641.

Standley, P.C. 1920-25. Trees and shurbs of Mexico. U.S. Natl. Herbarium.

Stanley, R.G. 1957. Methods and concepts applied to study of flowering in pine In: The physiology of forest trees. The Ronald Press Co., N.Y.

Stein, W.I., P.E. Slabaugh, and A.P. Plummer, 1974. Harvesting, processing, and storage of fruits and seeds. In: Seeds of Woody Plants in the United States. U. S. Dept. Agric. Agric. Handbook 450. Forest Service.

Stephens, G.R., Jr. 1964. Stimulation of flowering in eastern white pine. Forest Science 10: 28-34.

Stockwell, W.P. 1939. Preembryonic selection in the pines. Journal of Forestry 37: 541-543.

Sweet, G.B. 1975. Flowering and seed production. In: Seed orchards. R. Faulkner Ed. For. Comm. Bull. No. 54.

Teich, A.H., and M. J Holts. 1969. Genetic control of cone clusters and precocious flowering in *Pinus sylvestris.* Canadian J. of Botany 47: 1081-1084.

Tepper, H.B. 1964. Ontogeny of the shoot apex of seedlings of *Pinus ponderosa* Amer. J. of Bot. 51: 859-865.

Toumey, J.W. 1923. Multiple pine embryos. Bot. Gaz. 76: 426.

Toole, E.H., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and V. K Toole. 1956. Physiology of seed germination. Ann. Rev. Of. Plant Physiol. 7: 299-324.

Toole, V.K., E.H. Toole, S.B.Hendricks, H.A. Bortwick, and A.G. Snow, Jr. 1960. Responses of seeds of *Pinus virginiana* to light. Plant Physiol. 12: 285-290.

Varnell, R.J., A. E. Squillace, and G.W. Bengtson. 1967. Variation and heritability of fruitfulness in slash pine. Silvae Genetica 16: 125-128.

Varnell, R.J. 1970. Effects of branch girdling on the production of male and female strobili in longleaf pine. Forest Science 16: 195-196.

Van Buijtenen, J.P., and C.L. Brown. 1962. The effect of crown pruning on strobili production. In: Proc. of a forest genetics workshop, Macon, Georgia.

Waizel, B.J. 1970. Análisis de la influencia de algunos factores sobre la germinación de las semillas de *Pinus strobus* var. *chiapensis* Martínez. Tesis profesional. UNAM. Fac. de Ciencias.

Wang, B.S.P. 1973. Laboratory germination criteria for red pine *(Pinus resinosa* Ait). seed. Proc. Ass. of Off. Seed Analyst. 63: 94-101.

Wareing, P.F. 1953. Experimental induction of male cones in *Pinus sylvestris.* Nature 178:47.

Wareing, P.F. 1958. Reproductive development in *Pinus sylvestris.* In: K.V. Thimann Ed. The Physiology of Forest Trees. The Ronald Press Co., N.Y.

Weddell, D.J. 1935. Viable seed from nine-year-old southern pine. Journal of Forestry 33: 902.

Wenger, K.F. 1953. The effect of fertilization and injury on cone and seed production in loblolly pine trees. Journal of Forestry 51: 570-573.

Wenger, K.F. 1957. Annual variation in the seed crops of loblolly pine. Journal of Forestry 55: 567-569.

Wright, J.W. 1953. Pollen-dispersion studies: some practical applications. Journal of Forestry 51: 114-118.

Zimmerman, R.H. 1972. Juvenility and flowering in woody plants: A review, Hortscience 7: 447-455.

Zobel, B. J. y Goddard, R.E. 1954. Pine flowering and seed ripening in Texas. Texas Forest Serv. Res. Note No. 8.

ESTA OBRA SE TERMINO DE IMPRIMIR EL DIA 8 DE FEBRERO DE 1986
EN LOS TALLERES DE IMPRESIONES EDITORIALES, S. A.
LAGO CHALCO 230, COL. ANAHUAC
MEXICO, D. F.

LA EDICION CONSTA DE 3,000 EJEMPLARES
Y SOBRANTES PARA REPOSICION

KE – 519 – 100

He aquí una excelente introducción al estudio del mecanismo de reproducción sexual en el género *Pinus*, que proporciona al estudiante de ciencias biológicas y forestales un conocimiento integrado en dicho campo.

En esta obra se describen los procesos más relevantes que ocurren durante el ciclo reproductivo de los pinos, cuyo conocimiento es fundamental para el manejo adecuado de áreas y huertos semilleros.

Este trabajo, ampliamente ilustrado, es muy adecuado como libro de consulta en los cursos de Genética Forestal, Mejoramiento Genético Forestal, Botánica Forestal y Semillas y Viveros Forestales que se imparten en las escuelas de agronomía del país que cuentan con la especialidad de Bosques.

ISBN 968-18-2024-X

Obra afín:

ARBOLES Y ARBUSTOS UTILES DE MEXICO
Aníbal Niembro Rocas

Debido a la diversidad de condiciones climáticas, edáficas, geológicas y orográficas, la República Mexicana presenta una de las floras más complejas y contrastantes del mundo, caracterizada por la presencia de unas 20 000 especies de plantas vasculares, muchas de las cuales están representadas por un gran número de árboles y arbustos, los que constituyen para el país un recurso natural renovable de gran valor por los múltiples productos y beneficios que de ellos se derivan. Siendo a su vez de gran importancia como fuente de germoplasma para el establecimiento de plantaciones con diversos fines.

Lamentablemente, por razones diversas, los árboles y arbustos de México, al igual que los de otros países, están desapareciendo apresuradamente de la faz de la Tierra, muchas veces sin haber conocido el papel que desempeñan dentro del ecosistema a que pertenecen, o su valor utilitario en los medios rural, urbano e industrial.

Arboles y Arbustos Utiles de México pretende reconsiderar nuestra riqueza forestal, así como integrar en un solo documento parte de la información que en los últimos años se ha publicado acerca de los principales productos derivados de algunos de los árboles y arbustos más comunes de México y su utilización.

La obra está dirigida a todos aquellos interesados en complementar sus conocimientos sobre la flora de México, particularmente a biólogos y forestales cuyas actividades se encuentren encaminadas a la conservación y mejor utilización de los recursos de vegetación, mejoramiento genético y silvicultura para el establecimiento de plantaciones comerciales, escénicas, recreativas, experimentales y de protección a otros recursos.